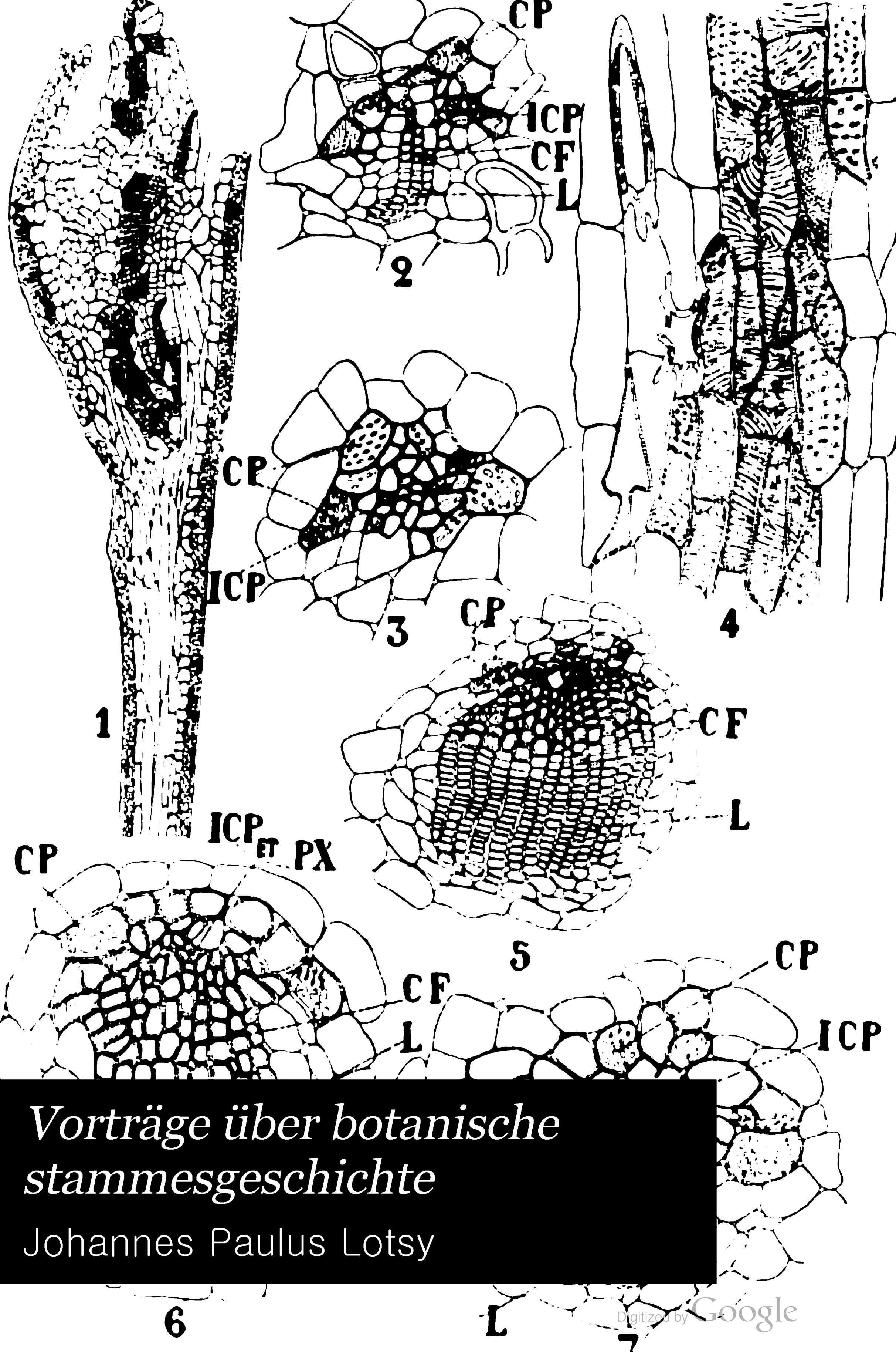
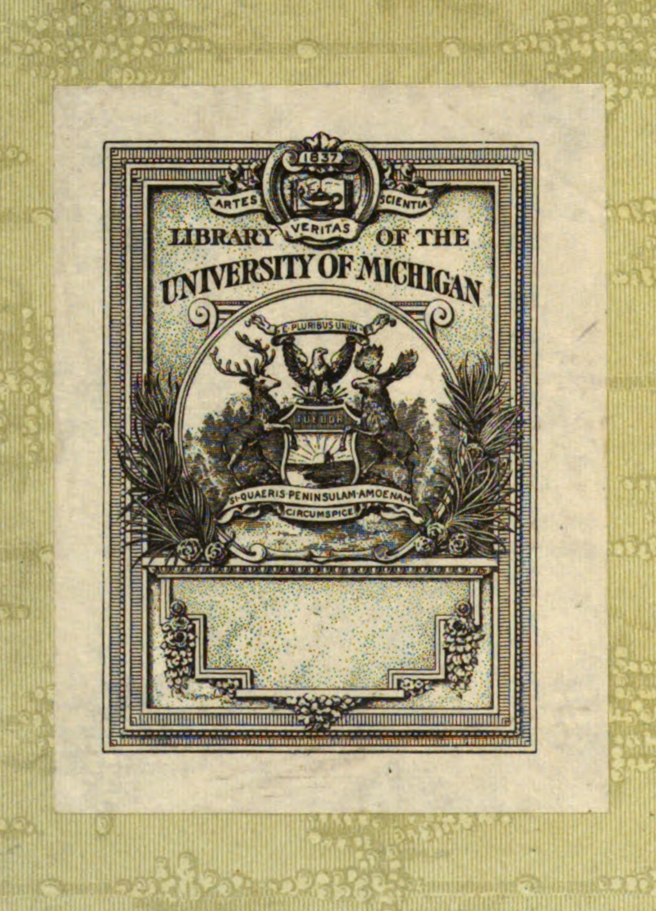
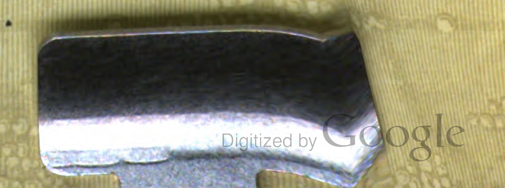
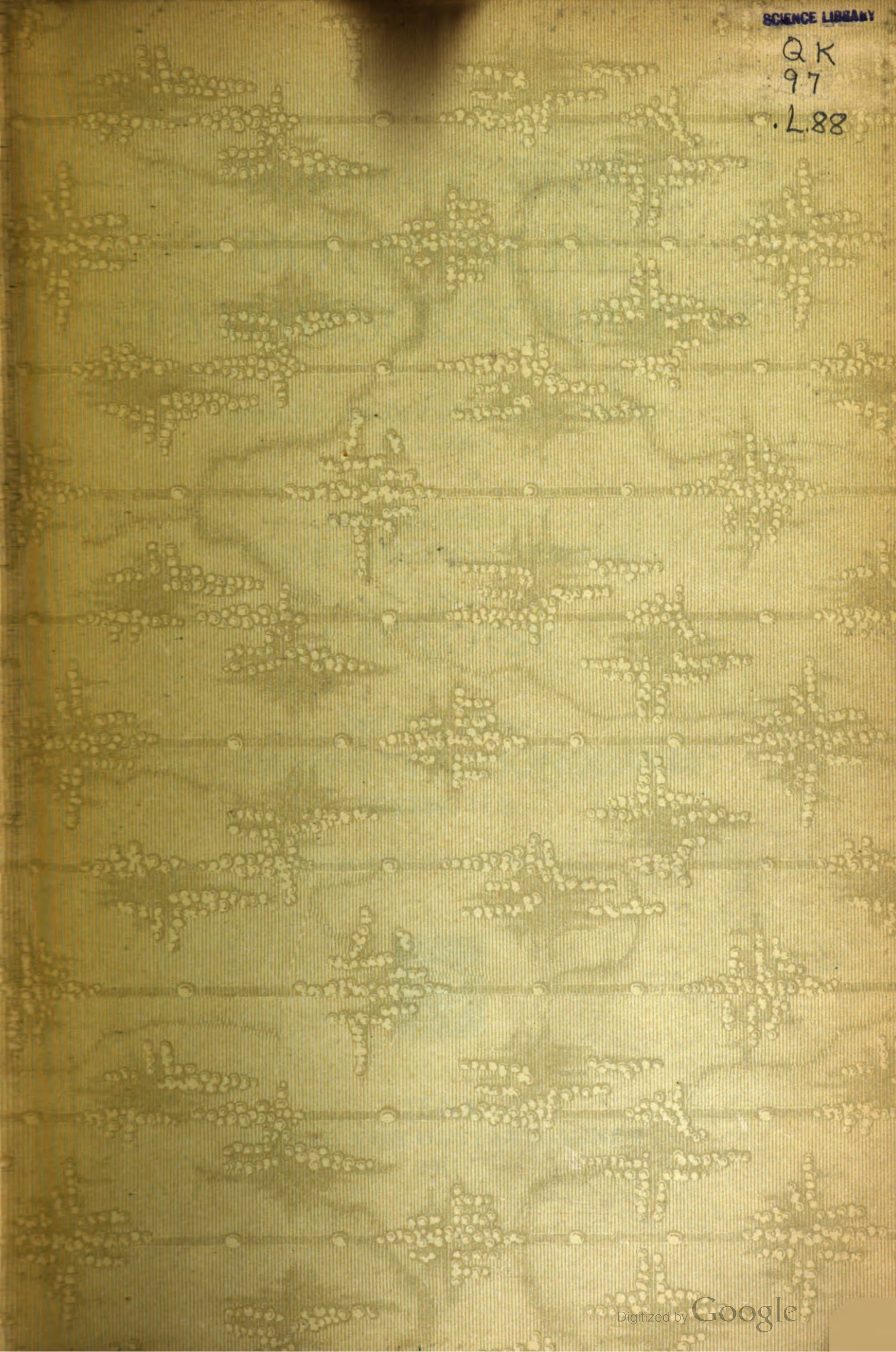

CP
ICP
CF
L
2
CP
ICP
3
4
1
CP
CF
L
5
CP
ICP ET PX
CF
L
CP
ICP
6
L
Vorträge über botanische stammesgeschichte
Johannes Paulus Lotsy
Digitized by Google


1837
ARTES
VERITAS
SCIENTIA
LIBRARY OF THE
UNIVERSITY OF MICHIGAN
E PLURIBUS UNUM
TUEBOR
SI QUAERIS PENINSULAM AMOENAM
CIRCUMSPICE





VORTRÄGE ÜBER
BOTANISCHE STAMMESGESCHICHTE

GEHALTEN AN DER REICHSUNIVERSITÄT
ZU LEIDEN

EIN LEHRBUCH
DER PFLANZENSYSTEMATIK

VON

J. P. LOTSY

DRITTER BAND:
CORMOPHYTA SIPHONOGAMIA
ERSTER TEIL

MIT 661 ABBILDUNGEN IM TEXT



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1911

Erste Vorlesung.

Einleitung zu den Coniferen.

Wie wir am Schlusse des vorigen Bandes sahen, unterscheiden sich die im System auf *Ginkgo* folgenden höheren Gewächse von den zoidogamen dadurch, daß sie bewegliche Spermatozoen eingebüßt haben. Das machte die Entwickelung eines die unbeweglichen männlichen Gameten zu den Eizellen leitenden Organs nötig, und als solches bildete sich der früher nur als Haustorium fungierende Pollenschlauch aus. Aus diesem Grunde fassen wir die noch zu besprechenden Gewächse unter dem Namen *Siphonogamen* zusammen.

Zu dieser Gruppe der *Siphonogamen* gehören die *Coniferen,* die *Gnetaceen* und die *Angiospermen.*

Beginnen wir unsere Besprechungen mit den

Coniferen.

Dieser Name ist eigentlich nur für einen Teil der zu dieser Gruppe gerechneten Gewächse bezeichnend, nämlich für diejenigen, welche, wie die Tannen, Fichten, Lärchen etc., kegelförmige Fruktifikationen tragen und sich also sofort als Kegelträger, als *Coniferen,* kenntlich machen.

Hingegen ist der Name Kegelträger für Gewächse mit fleischigen Früchten, wie z. B. *Torreya* und *Cephalotaxus,* sehr wenig geeignet, ja wenn nicht *Torreya* und Fichten beide nadelförmige Blätter hätten und die Holzstruktur nicht bei beiden dieselbe wäre, fragt es sich sehr, ob man sie wohl so leicht in eine Gruppe, in die der *Coniferen,* zusammengestellt haben würde.

Natürlich aber ist der gemeinsame Besitz nadelförmiger Blätter kein genügender Grund, um sonst heterogene Gruppen zu vereinigen; man hätte sonst z. B. viele *Ericaceen* den *Coniferen* einverleiben müssen, und ebensowenig darf die Holzstruktur ausschließlich die Stellung einer Pflanze im System bedingen, sonst wäre die Magnoliacee *Drimys,* deren Holzstruktur in hohem Grade mit der des *Coniferen*-Stammes übereinstimmt, ebenfalls zu den *Coniferen* zu rechnen.

Dennoch gehören in der Tat, der Gesamtheit ihrer Charaktere wegen, wie wir später sehen werden, die *Torreyen* und *Cephalotaxi* zu den *Coniferen.*

Es fragt sich also zunächst, wie wir die *Coniferen* einteilen sollen. Nun fällt es bei näherer Betrachtung alsbald auf, daß die weiblichen Fruktifikationen, welchen wir in dieser Gruppe begegnen, zwei morphologisch verschiedenen Typen angehören.

Vergleichen wir, um uns zunächst auf kegeltragende Formen zu beschränken, den Kegel einer *Cupressus* mit dem einer *Abies*, so fällt die Verschiedenheit sofort auf.

Bei *Cupressus* finden wir im Kegel eine Achse, welche nur eine Art schuppenförmiger Gebilde trägt. Diese Schuppen tragen an ihrer Oberseite die Ovula, die Makrosporangien also, und sind demnach Sporophylle. Der *Cupressus*-Kegel ist folglich ein Strobilus, eine Blume.

Ganz anders der *Abies*-Kegel. Statt nur eine Art schuppenförmiger Gebilde zu tragen, trägt hier die Kegelachse deren zwei, nämlich sterile, spitze und schmale Schuppen, sogenannte Deckschuppen, und fertile, breite und stumpfe Schuppen, sogenannte Samenschuppen, welche letzteren die Ovula oder Makrosporangien tragen.

Diese Samenschuppen stehen in den Achseln der Deckschuppen, und da „Folium in axilla folii“ unbekannt ist, liegt es auf der Hand, anzunehmen, daß die Samenschuppe ein umgebildetes Achsenorgan ist. Der *Abies*-Kegel wäre demnach eine Infloreszenz.

Daraus wird sofort klar, daß der Kegel einer *Cupressus* und der einer *Abies* verschiedene Dinge sind, indem es sogar bei oberflächlicher Betrachtung auffällt, daß ersterer nur eine, letzterer aber zwei Arten von Schuppen trägt.

Viel weniger auffallend ist hingegen der Unterschied zwischen einem *Cupressus*-Kegel und einem *Pinus*-Kegel, indem beide nur eine Art von Schuppen zu tragen scheinen und uns also homolog vorkommen. Trotzdem ist der *Pinus*-Kegel dem *Abies*-Kegel homolog, und seine äußere Uebereinstimmung mit dem *Cupressus*-Kegel rührt nur daher, daß bei dem *Pinus*-Kegel Samenschuppe und Deckschuppe nicht, wie beim *Abies*-Kegel, unter sich frei, sondern eng miteinander verwachsen sind, so daß sie im erwachsenen Zustande ein einheitliches Gebilde vortäuschen. Die Entwickelungsgeschichte, die Ontogenie, erhebt aber die Homologie von *Pinus*- und *Abies*-Kegel über jeden Zweifel, indem im jungen *Pinus*-Kegel Samenschuppe und Deckschuppe noch voneinander getrennt sind und erst nachträglich miteinander verwachsen.

Da es sich aber gezeigt hat, daß der Natur einer scheinbar einfachen erwachsenen *Coniferen*-Schuppe nicht zu trauen ist, so ist die Frage berechtigt, ob die anscheinend einfachen Schuppen des *Cupressus*-Kegels nicht etwa auch doppelt sein könnten. Die Entwickelung zeigt davon nichts, indem von Anfang an nur eine Art von Schuppen vorhanden ist. Trotzdem ist die Ansicht geäußert worden, daß auch die *Cupressus*-Schuppe phylogenetisch aus der kongenitalen Verwachsung von Samenschuppe und Deckschuppe hervorgegangen sei und daß demnach alle bisher besprochenen *Coniferen*-Kegel Infloreszenzen darstellen. Gegen diese Auffassung spricht aber der Umstand, daß die *Cupressus*-Schuppe als einfaches Organ aus der Achse nur ein Gefäßbündelsystem erhält, während hingegen die *Pinus*-Schuppe als Doppelorgan zwei solche empfängt, welche in verschiedener Höhe aus der Kegelachse entspringen, genau so, wie bei *Abies* die Samenschuppe und die Deckschuppe gesonderte Gefäßbündelsysteme erhalten.

Daß der *Pinus*-Kegel eine Infloreszenz darstellt, wird übrigens auch schon durch eine Betrachtung seiner Insertion wahrscheinlich gemacht.



Betrachten wir die vegetativen Teile einer *Pinus,* so sehen wir, daß die Zweige in Kurz- und Langtriebe differenziert sind. Die Langtriebe tragen schuppenförmige, reduzierte, funktionslose Blätter, in deren Achseln sehr kurze Zweiglein mit 2—5 Nadeln, die bekannten Tannennadelbüschel, sitzen. Nun zeigt sich bei Betrachtung eines blühenden *Pinus*-Zweiges sofort, daß der *Pinus*-Kegel die Stellung eines Langtriebes hat und also von einem solchen herzuleiten ist.

Meiner Auffassung nach haben sich denn auch bloß die schuppenförmigen Blätter des Langtriebes zu den Deckschuppen, die nadeltragenden Kurztriebe zu den Samenschuppen des *Pinus*-Kegels umgebildet.

Es spricht auch für diese Auffassung die anatomische Struktur der Basis der Samenschuppe, in welcher die Gefäßbündel in einem Kreis stehen, mit nach innen gerichtetem Xylem, also in der Weise, wie sie in einem Achsenorgan, und ebenso wie sie in dem unteren Teile des Nadelbüschels, d. h. also im Kurztriebe, stehen[1]).

Wir dürfen also wohl schließen, daß der *Cupressus*-Kegel eine Blüte, der *Pinus*-Kegel eine Infloreszenz ist.

Bei einer Betrachtung der ganzen *Coniferen*-Gruppe stellt es sich nun heraus, daß wir diesen morphologischen Unterschied in den weiblichen Fruktifikationsorganen als Einteilungsprinzip benutzen können, indem wir die *Coniferen* zerlegen in *Florales* und *Inflorescentiales.*

Zu den

Floralen

gehören dann:

1) die *Podocarpineae* (inkl. *Saxegothea*),
2) die *Araucarineae,*
3) die *Cupressineae,*

während zu den

Inflorescentialen

gehören:

1) die *Taxineae,*
2) die *Taxodineae,*
3) die *Abietineae.*

Beide Gruppen sind meines Erachtens, wie später hoffentlich klar werden wird, natürlich. Das erscheint auf den ersten Blick sonderbar, da hier die kegeltragenden *Abietineen* und *Taxodineen* mit den mehr *Cycadeen*-artige Samen tragenden *Taxineen* in eine Gruppe gestellt werden. Ich hoffe aber zeigen zu können, daß die *Taxineae* und *Abietineae* durch *Cephalotaxus* verbunden sind.

Zwischen der Gruppe der *Florales* und der der *Inflorescentiales*, scheint mir aber keine unmittelbare Verwandtschaft zu bestehen. Ich halte es wenigstens für wahrscheinlich, daß ihr gemeinsamer Ursprung sehr weit zurückliegt. Denn während wir allen Grund haben, die *Inflorescentiales* von der *Cycadeen*-Gruppe abzuleiten, könnte man dazu neigen, die *Florales* an die *Lycopodialen* anzuschließen, wie dies in der Tat SEWARD mit einer ihrer Gruppen, mit den *Araucarien,* getan hat.

---

1) Schwieriger ist die Entstehung des Abies-Kegels zu verstehen, da Abies keine Kurztriebe besitzt, dennoch steht der Auffassung des Abies-Kegels als Infloreszenz nichts entgegen. Bei Pinus müssen die Kurztriebe doch auch durch Reduktion aus Langtrieben entstanden sein, wir können also annehmen, daß bei Abies in der Infloreszenz nicht Kurztriebe, sondern Langtriebe direkt zu Samenschuppen umgebildet sind.

Gegen diese Auffassung spricht aber meines Erachtens sehr stark der Umstand, daß die Mikrosporophylle der *Lycopodiales* ausnahmslos nur ein Mikrosporangium tragen, während *Araucaria* z. B. deren 5—15 pro Sporophyll trägt. In dieser Hinsicht erinnert sie viel mehr an die *Equisetalen* als an die *Lycopodialen*.

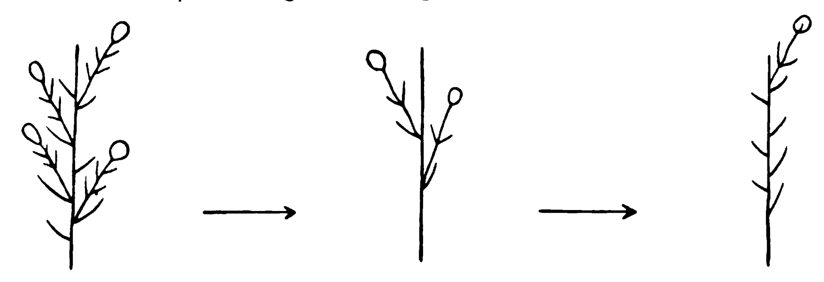
Das würde wieder dazu führen, die *Araucarien* von *Cheirostrobus* herzuleiten, da dieser in seinen Sporophyllen *Equisetales*-Natur, in der Achse seines Strobilus *Lycopodialen*-Struktur aufweist. So würde man denn, falls man darauf eine Verwandtschaft durch Vermittelung von *Cheirostrobus* zwischen *Lycopodialen* und *Equisetalen* gründen wollte, annehmen können, es seien die *Araucarien* und die floralen *Coniferen* überhaupt aus dem Stamme der *Gefäßkryptogamen* entstanden, bevor sich in ihm eine Differenzierung in *Equisetales* und *Lycopodiales* vollzogen hätte. Hierzu würde man aber eine verhältnismäßig nahe Verwandtschaft von *Equisetalen* und *Lycopodialen* annehmen müssen, was mir aus dem Grunde, daß erstere polyciliat, letztere biciliat sind, nicht wahrscheinlich vorkommt.

So liegt also für mich der Ursprung der *Florales* in tiefem Dunkel, denn wenn ich auch, auf Grund der übereinstimmenden Holzstruktur, recht gern *Florales* und *Inflorescentiales* von gemeinsamen Ahnen herleiten möchte, so scheint es mir doch kaum möglich, eine so einfach gebaute *Conifere* wie *Saxegothea* von der *Cycadeen*-Gruppe abzuleiten, wozu ich mich doch für die *Inflorescentiales* gezwungen fühle.

Letzteres ist sogar sehr leicht, wie ich zunächst für *Torreya* und *Taxus* zeigen möchte.

Als Uebergang zwischen den *Cycadeen* und *Coniferen* gilt allgemein *Cordaites* mit seinem großen, an die *Cycadeen* erinnernden Mark und primärem *Coniferen*-Holz bildenden Cambium und seinen *Cycadeen*-artigen Früchten.

An diese *Cordaiten* können nun *Torreya* und *Taxus* leicht angeschlossen werden, wie folgendes Diagramm zeigen mag:



♀ Infloreszenz von Cordaites mit wenigstens 4 Blüten. — ♀ Infloreszenz von Torreya mit 2 Blüten. — ♀ Infloreszenz von Taxus mit nur 1 Blüte.

Aus *Cordaites* kann man sich also leicht *Torreya* und *Taxus* durch Reduktion der Blütenzahl pro Infloreszenz, sowie durch Reduktion der Blattgröße hervorgegangen denken.

Auf den ersten Blick spricht dagegen jedoch die Tatsache, daß *Cordaites*, wie bei der ganzen *Cycadeen*-Gruppe, eine doppelte Blattspur besitzt, während sie bei *Torreya* und *Taxus* einfach ist, ein Umstand, der nicht bloß auf Reduktion der Blattgröße zurückgeführt werden darf. Bedenkt man aber, daß bei den *Abietineen* die Blattspur zwar auch in

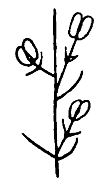
den Nadeln einfach ist, jedoch durch ihre Verdoppelung in der Rinde ihren Ursprung von einer doppelten Blattspur verrät, so folgt daraus nur, daß in dieser Hinsicht die Blattspur der *Taxineen* einen Schritt weiter auf dem Wege der Reduktion fortgeschritten ist, als die der *Abietineen*. Daraus darf man natürlich nicht folgern, daß die *Abietineen* zwischen den *Cordaiten* und den *Taxineen* ihren Platz finden sollten, denn man darf ja kein System auf einem einzigen Merkmal aufbauen, man soll vielmehr möglichst alle Umstände in Betracht ziehen. Tut man das, so sieht man fast überall, daß eine Form A, welcher eine Form B zweifellos näher verwandt ist als eine Form C, doch in einem oder mehreren bestimmten Merkmalen weiter von B entfernt sein kann als von C. Wäre dem nicht so, wie viel sicherer wären dann phylogenetische Spekulationen!

Ich glaube denn auch, daß wir auf ziemlich sicherem Boden stehen, wenn wir die *Taxineen* für *Coniferen* halten, welche den *Cordaiten* am nächsten stehen.

Auf den ersten Blick scheint nun aber die Infloreszenzstruktur der *Abietineen* sehr stark von der der *Taxineen* abzuweichen, so daß es erörtert werden muß, weshalb ich *Taxineen* und *Abietineen* in dieselbe Gruppe stelle.

Zwischen *Taxineen* und *Abietineen* scheint mir *Cephalotaxus* zu vermitteln.

Gesetzt den Fall, es hätte einst unter den *Cordaitalen* ein Genus existiert, das 2 Ovula statt eines einzigen pro Blüte besaß und z. B. die Infloreszenzstruktur der nebenstehenden Figur hatte, dann ließe sich von ihm *Cephalotaxus* sehr leicht ableiten, und es wären also die *Taxineen* an zwei Punkten mit den *Cordaiten* verbunden. Da der Same von *Cephalotaxus* ganz auffallend mit dem von *Torreya* übereinstimmt, also ebenfalls *Cycadeen*-artig ist, bietet die Sache also nur Schwierigkeit, weil die *Cordaitale*, an welche sie sich anschließen ließe, nämlich eine Pflanze mit 2 Ovulis pro Blüte, noch nicht gefunden worden ist.



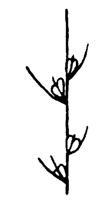
Hypothetische Cordaitale mit mehrblütiger Infloreszenz.

Bedenkt man aber, wie wenige *Cordaiten*-Reste wir kennen, so scheint die Annahme einer Form mit 2 statt eines Ovulums pro Blüte nicht sehr gewagt. Sagt doch Solms in seiner Paläophytologie, S. 114, von den *Cordaiten*:

„Wenn heute keine *Coniferen* vorhanden wären und wir deren Organisation aus den Blüten, etwa nur von *Ginkgo* und *Callitris,* unter Zuhilfenahme der beblätterten Zweige uns vergegenwärtigen sollten, so würden meines Erachtens annähernd dieselben Verhältnisse vorliegen, in denen wir uns jetzt den *Cordaiten* gegenüber befinden."

Das eine additionelle Sporangium (Ovulum), welches ich hier annehme, ist also wohl keine zu große Zumutung bei einer so unvollständig bekannten Gruppe.

Denken wir uns nun die beiden Vorblätter an der Blütenachse dieser hypothetischen *Cordaiten* weggefallen und die Blütenachse stark verkürzt, so erhalten wir eine Infloreszenz mit mehreren Deckschuppen, in deren Achseln je 2 Ovula, eines links, eines rechts von einem Höcker (der reduzierten Blütenachse), stehen, wie das genau bei *Cephalotaxus* der Fall ist. Wird diese Ableitung zugegeben, und sie scheint mir plausibel, so vermittelt *Cephalotaxus*



♀ Infloreszenz von Cephalotaxus.

zwischen den *Taxineen* und *Abietineen*, denn man braucht sich jetzt nur eine Umbildung dieser reduzierten Blütenachse zur Samenschuppe zu denken, um das Diagramm einer *Abies*-Infloreszenz zu haben. Der Nutzen dieser Umbildung liegt darin, daß wir so ein den Pollen zu den Ovulis leitendes Organ erhalten.

Wir gelangen dann zur folgenden Ableitung der *Coniferen*:

Coniferae

Florales
Cunninghamia?
Araucarineae
Cupressineae
Podocarpineae
Podocarpus
Saxegothea

Inflorescentiales
Taxodineae
Abietineae
Taxineae
Cephalotaxus
Torreya → Taxus

Cycadophyta
Cordaitales
Cycadofilices
Primofilices

Meiner Auffassung nach sind also die *Florales* unter den *Coniferen* die ältesten; daraufhin deutet auch die Anatomie von einer ihrer Gruppen wenigstens, nämlich von den *Araucarien*.

Bevor wir das würdigen können, müssen wir aber erst das Holz der *Coniferen* im allgemeinen betrachten.

Die *Coniferen* sind eustel, ihr Gefäßbündelverlauf ist derselbe wie bei den *Dicotylen*.

Ueber die Struktur des primären Xylems sind die Meinungen sonderbarerweise noch geteilt.

Während Haberlandt (3. Aufl., S. 287) und Strasburger (Lehrbuch, 6. Aufl., S. 110) behaupten, daß echte Gefäße den *Coniferen* ganz abgehen, sagen Coulter und Chamberlain, S. 58, daß echte Gefäße im primären Xylem vorkommen: „The primary bundles contain true tracheary tissue, but with the appearance of the secondary xylem the resemblance to Dicotyledons vanishes, as it consists exclusively of radially arranged tracheids“, und auch Wiesner ist dieser Meinung, wie

aus folgender Stelle seiner Anatomie und Physiologie der Pflanzen, 2. Aufl., 1885, S. 152, hervorgeht: „Hingegen finden sich im innern Teile des ersten Jahrringes, der Markkrone, auch bei den *Coniferen* Gefäße vor."

Hingegen sagt STEVENS, Plantanatomy, S. 109: „and in *Conifers* tracheids constitute the sole water-conducting tissue, excepting special water-conducting parenchyma in the medullary rays; and the nearest approach to tracheal tubes is found in the elongated, spirally thickened tracheids, which as a product of the procambium alone, occur next the pith."

Letzteres bezieht sich also auf das Protoxylem, welches auch nach DE BARYS Auffassung nur Tracheiden enthält.

Es ist demnach wohl anzunehmen, daß die spiraligen Wandverdickungen der Protoxylemtracheiden gewisse Autoren dazu verführt haben, diese Zellen als Gefäße zu betrachten. Wir halten uns also wohl am besten an STRASBURGER, der S. 110 sagt:

„Die *Gnetaceen* ausgenommen, gehen den *Gymnospermen* im sekundären Zuwachs, ebenso wie in den primären Vasalteilen, echte Gefäße ab."

Das Dickenwachstum des *Coniferen*-Stengels findet, so wie bei den *Dicotylen*, durch das persistierende primäre Cambium statt. Das geschieht auch bei gewissen *Cycadeen* mit geringem Dickenwachstum, z. B. bei *Zamia*, *Dioon* und *Stangeria*; hingegen beruht das Dickenwachstum bei *Cycas*, *Encephalartos*, *Macrozamia* und *Bowenia* auf Bildung sekundärer Cambia in der Rinde, und geht bei diesen das primäre Cambium nach kurzer Zeit zugrunde.

Wir können demnach sagen, daß der *Coniferen*-Stamm sich von dem der meisten *Cycadeen*, zumal durch das Persistieren des primären Cambiums, unterscheidet. So wie bei den *Dicotylen* bildet dieses Cambium nach innen Holz, nach außen sekundäre Rinde, ist also dipleurisch.

Betrachten wir zunächst das von diesem Cambium gebildete sekundäre Holz.

Es besteht z. B. bei *Pinus*, außer aus Markstrahlen und ein wenig Holzparenchym, ausschließlich aus Tracheiden. Diese vom Cambium gebildeten Tracheiden bilden im Holzkörper radiale Reihen, welche von Zeit zu Zeit durch Bildung einer radialen Wand im Cambium verdoppelt werden. Die Tracheiden sind bedeutend länger als die Cambiumzellen, aus denen sie hervorgegangen sind, oft erreichen sie über 1 mm Länge. Diese erreichen sie demnach durch nachträgliches Wachstum, wobei sie ihre spitzen Enden radial zwischeneinander schieben. Bei der Bildung des Holzparenchyms teilen sich die Cambiumzellen der Quere nach. Holzparenchym wird wenig gebildet, bei Kiefern, Fichten und Lärchen jedoch noch immer in Zellenzügen, in denen schizogen Harzgänge entstehen; bei den meisten *Coniferen* aber finden wir nur einfache Zellreihen von Holzparenchym, und die Lumina dieser Zellen füllen sich später mit Harz.

Da im Frühjahre weitere Holzelemente mit dünneren Wänden, im Herbst dickwandigere mit engerem Lumen gebildet werden, treffen wir bei den *Coniferen* Jahresringe an.

Sehen wir jetzt einmal an der Hand von STEVENS, wie die Tracheiden die ihnen zufallenden Rollen als wasserleitende Organe und als mechanische Elemente erfüllen.

Letzteres beruht natürlich auf der Verdickung ihrer Zellwände, ersteres wird durch die zahlreichen Hoftüpfel auf ihren Wänden ermöglicht.

Ein Tüpfel ist eine dünne Stelle in der erwachsenen Zellwand, wo die ursprüngliche, unverdickte Zellwand als Schließhaut erhalten bleibt. Es entsteht also in der verdickten Wand ein Kanal: der Tüpfel. Während Tüpfel meistens über ihre ganze Länge gleichweit, d. h. also zylindrisch

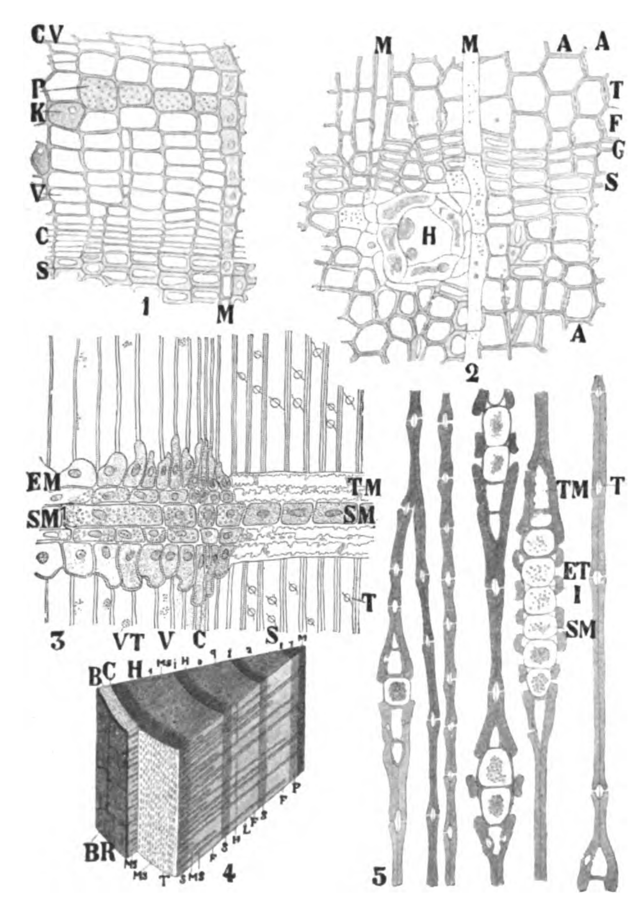


Fig. 1. Anatomie von Pinus silvestris, nach STRASBURGER. 1 Querschnitt aus dem Stamme, den äußeren Rand des Holzkörpers, das Cambium und den angrenzenden Bast in sich fassend, S Spätholz, C Cambium, V Siebröhren, P Bastparenchym, K kristallführendes Bastparenchym, CV außer Funktion gesetzte Siebröhren, M Markstrahl. 2 Teil eines Querschnittes durch das Kiefernholz an einer Jahresgrenze, F Frühholz, S Spätholz, G Grenze des letzteren, T Hoftüpfel, A eine nach außen sich verdoppelnde Tracheidenreihe, H Harzgang, M Markstrahlen. 3 Radialer Längsschnitt eines Stammes, den Außenrand des Holzkörpers, das Cambium und den anschließenden Bast, sowie einen Markstrahl in sich fassend, S Spättracheiden, T Hoftüpfel, C Cambium, V Siebröhren, Vt Siebtüpfel, TM tracheidale Markstrahlzelle, SM stärkeführende Markstrahlzellen im Holzkörper, SM¹ im Bastkörper, EM eiweißführende Markstrahlzellen. 4 Stück eines vierjährigen Stammes, im Winter geschnitten, q Querschnitts-, T tangentiale Längsschnitts-, L radiale Längsschnittsansicht, M Mark, P primäre Vasalteile, S Spätholz, F Frühholz. 1 2 3 4 Jahresringe, J Jahresgrenze, MS Markstrahlen in der Querschnittansicht des Holzkörpers, MS¹ in der Längsschnittsansicht, MS² innerhalb der Bastzone, MS³ in der tangentialen Längsschnittsansicht, C Cambiumring, B Bastzone, H Harzgänge, BR die der primären Rinde entsprechende Borke. 5 Tangentialer Längsschnitt durch das Spätholz, T Hoftüpfel, TM tracheidale Markstrahlzelle, Sm stärkeführende Markstrahlzelle, ET einseitig behöfte Tüpfel, I intercellulare am Markstrahl.

sind, erweitert sich der Kanal bei dem Hoftüpfel nach der Schließhaut zu bedeutend, und da die Tüpfel benachbarter Zellen einander genau gegenüberliegen, entsteht in der Trennungswand zweier Zellen ein linsenförmiger Tüpfelraum, welcher von der Schließhaut in zwei Hälften zerlegt wird.

Diese Schließhaut bleibt aber nicht über ihre ganze Ausdehnung gleichdick. Ein mittlerer, scheibenförmiger Teil von etwas größerem Durchmesser, als die in das Zellumen ausmündende Oeffnung des Tüpfelkanales, verdickt sich und wird Torus genannt. Im Frühjahrsholz der *Coniferen* ist dieser Torus zylindrisch, im Herbstholz linsenförmig. Der sehr dünne übrige Teil der Schließhaut, welcher also den Torus umgibt, wird Margo genannt und ist deutlich radiär gestreift (Fig. 2, 7).

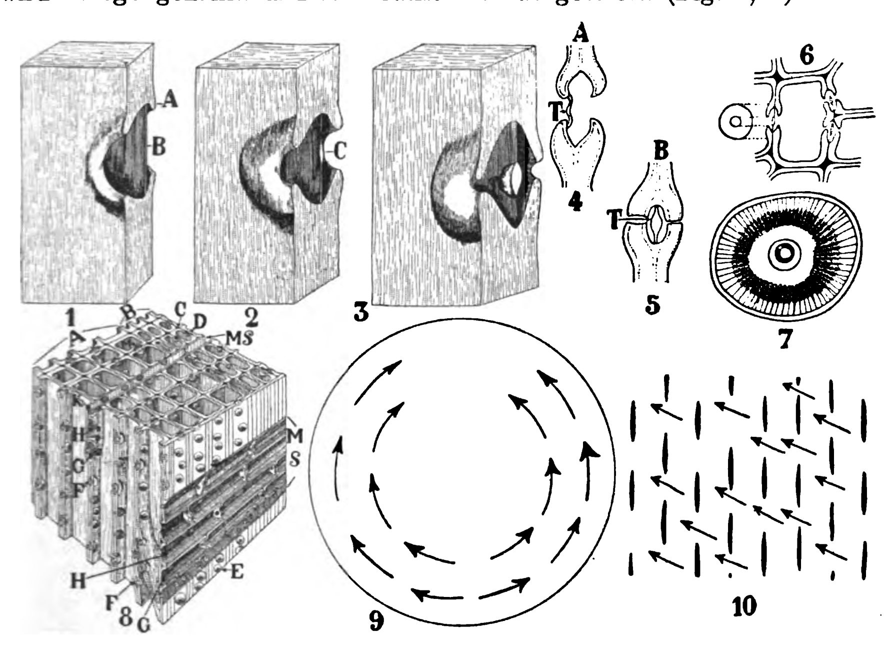


Fig. 2. Tracheidenwandstruktur. Fig. 4, 5, 7 nach Russow, Fig. 6 nach Strasburger, alle übrigen nach Stevens. Fig. 1—3 Verschiedene Stadien in der Entwickelung eines behöften Tüpfels, B die ursprüngliche dünne, primäre Wand, A der übergreifende Rand, welcher beim Dickenwachstum der Wand gebildet wurde, C der Torus. 4—7 Bau der Hoftüpfel von Pinus silvestris. 4, 5 Tangential durchschnittene Hoftüpfel; 4 aus lufttrockenem Sommerholz, 5 aus Herbstholz. T Torus. 6 Querschnitt durch eine Tracheide; an den radialen Wänden die Hoftüpfel. 7 Hoftüpfel in der Aufsicht, die radiale Streifung des dünnen Randes der Schließhaut zeigend. 8 Diagrammatische Darstellung eines Holzstückchens von Pinus silvestris, stark vergrößert, A Frühholz, B Spätholz, C Intercellulare, D Hoftüpfel in der Tangentialwand des Spätholzes, E, F in den Radialwänden des Frühholzes, H eine Reihe von nahrungtransportierenden Markstrahlzellen, G eine Reihe von wasserleitenden Markstrahlzellen, K dünne Stellen in den radialen Wänden der nahrungtransportierenden Markstrahlzellen. 9 Diagramm zur Verdeutlichung der radialen Wasserbeförderung an einer dessen benötigten Stelle, hier an der Oberseite der Figur gelegen. 10 Diagramm der radialen Wasserbeförderung. Die Pfeile zeigen, wie das Wasser sich bewegen kann, ohne die als schwarze Stäbchen dargestellten Markstrahlen zu passieren.

Die dünne Schließhaut ist so elastisch, daß der Torus in die Mündung des Tüpfelkanals eingedrückt werden kann (Fig. 2, 4) und der Schließhautapparat also als Klappenventil funktioniert. Ist der Torus in den Tüpfelkanal eingedrückt, so kann weder Luft noch Wasser passieren. Wie die Wirkung aber im einzelnen sich abspielt, läßt sich, da die Wasserbewegung ein noch ungelöstes Problem ist, nicht sagen.

In bezug auf die Richtung der Wasserbewegung sei folgendes bemerkt.

Im Frühjahrsholze sind die Hoftüpfel fast ausschließlich auf die Radialwände beschränkt, im Spätjahrsholze hingegen kommen sie vorwiegend auf den tangentialen Wänden vor. Dieser Unterschied scheint in Verbindung mit den verschiedenen physiologischen Anforderungen zu stehen, welche an diese Holzarten gestellt werden.

Falls aus irgendeinem Grunde eine Seite eines Baumes, die dem Winde am meisten ausgesetzte Seite z. B., mehr Wasser als die andere Seite braucht, kann das im Stamme aufsteigende Wasser durch die Radialwände schnell die verlangte Stelle erreichen (Fig. 2, 9), und da die Markstrahlen bloß einen Teil eines Millimeters hoch sind, kann dies geschehen, ohne daß das Wasser die Markstrahlen zu passieren braucht.

Die tangentialen Tüpfel hingegen erlauben dem neuen Holz, dem alten Wasser zu entziehen, während die Tüpfel in den schiefen Querwänden der Tracheiden die Wasserbeförderung in der Längsrichtung des Stammes, also von unten nach oben, erlauben. Da die Tracheiden noch an den an die Markstrahlen grenzenden Seiten getüpfelt sind, können letztere ihnen Wasser entziehen und eventuell am Wassertransport in radialer und tangentialer Richtung teilnehmen.

Die Elemente der sekundären Rinde der höheren Pflanzen sind im allgemeinen Bastfasern, Bastparenchym, Siebgefäße und Geleitzellen. Die Bastfasern haben mechanische Funktion, die Siebgefäße dienen zum Transport des Eiweißes, welches von ihnen in die Geleitzellen übergeht; letztere übergeben es zur Weiterleitung resp. zur Speicherung dem Bastparenchym, welches aber außerdem Kohlehydrate befördert resp. speichert und auch als Aufbewahrungsstelle für Nebenprodukte des Stoffwechsels, wie Gerbsäure und Kalkoxalat, dient.

Den *Coniferen* fehlen aber die Geleitzellen. Ihre Funktion wird z. B. bei *Araucarien*, *Taxineen* und *Cupressineen* von Längsreihen von Bastparenchym übernommen, welche an die Siebgefäße angrenzen.

Schon im Jahre nach ihrer Bildung sind die Siebgefäße leer und werden zusammengedrückt, dasselbe Los erfahren die eiweißhaltigen Bastparenchymzellen der *Araucarineae*, *Taxineae* und *Cupressineae*, während das stärkehaltige Bastparenchym hingegen jahrelang existieren kann.

In bezug auf die Tüpfelung sind, wie zumal GOTHAN nachwies, die verschiedenen *Coniferen*-Gruppen sehr verschieden.

Erstens unterscheiden sich nach ihm die Araucariaceae *Araucaria* und *Agathis* von den übrigen *Coniferen* dadurch, daß die mehr oder weniger abgeflachten Tüpfel in zwei oder mehreren, meistens in zwei, alternierenden, ununterbrochenen Längsreihen stehen.

Hingegen haben die übrigen *Coniferen* größere, runde, isolierte Hoftüpfel, die meistens ziemlich weit voneinander entfernt stehen, es fehlen ihnen also die ununterbrochenen Reihen der *Araucariaceen*.

Dieses Merkmal hält GOTHAN für sehr wichtig, ja er betrachtet es als so fundamentaler Natur, daß er ein fossiles Juraholz aus König-Karls-Land *Cedroxylon transiens* genannt hat, weil es beide Typen der Hoftüpfelung in sich vereint.

Im Frühjahrsholze dieses Fossils finden wir die typische *Araucarioiden*-Tüpfelung: die ununterbrochenen, alternierenden Reihen, daneben aber eine Zersplitterung der Reihen in sogenannte Sterngruppen, innerhalb welcher die Tüpfel alternieren oder auch wohl opponiert stehen. (Vergl. Fig. 2, S. 9.)

Im Spätholze hingegen sind die Tüpfel isoliert, wie bei den meisten rezenten *Coniferen*.



Das bringt GOTHAN (Kgl. Sv. Vet.-Akad. Handl., Bd. XLII, No. 10, S. 27) dazu, folgende Schlußfolgerungen zu ziehen:

„Das Nebeneinandervorhandensein der drei genannten Arten der Hoftüpfelung scheint mir mit aller nur wünschenswerten Deutlichkeit darauf hinzudeuten, daß die bei dem Gros der *Coniferen* heute vertretene lockere, opponierte Hoftüpfelstellung aus der der *Araucarioiden* hervorgegangen ist, die beide heute unvermittelt nebeneinander bestehen, indem etwa vorhanden gewesene Zwischentypen ausgestorben sind und, soviel wir bisher wissen, auch im Känozoikum bereits nicht mehr vorhanden waren. Im Paläozoikum und auch im frühen Mesozoikum dagegen war nach allem bisher Untersuchten die araucarioide Hoftüpfelung durchaus vorherrschend, ja ausschließlich vorhanden, und erst im Mesozoikum ungefähr um den Beginn der Juraformation scheinen Hölzer mit der modernen Hoftüpfelung aufgetreten zu sein. Aus dieser Periode nun ist uns in dem vorliegenden Holz ein Uebergangstypus aufbewahrt worden, als den wir unser Holz ansehen müssen. Die „Sterngruppen" zeigen, daß das Bestreben, die Hoftüpfel zu trennen und vereinzelt anzulegen, bei unserem Holz deutlich vorhanden war; indes ist dies nur im Spätholz, wo sie einzeln stehen, typisch zur Ausbildung gelangt. Im Frühholz dagegen zeigen sich die langen Hoftüpfelreihen zu „Sterngruppen" — wenn man so sagen darf — „auseinandergerissen", innerhalb deren aber die altererbten araucarioiden Charaktere (Alternanz etc.) wiederum noch sehr häufig zum Durchbruch kommen; diese Sterngruppen sind also sozusagen der erste Schritt zur Umwandlung der araucarioiden Hoftüpfelung in die moderne. Bei einer so auffallenden Ausbildungsweise darf man ohne Zaudern die Alternanz- und Begleiterscheinungen als Erinnerung (Atavismus) deuten."

Auf S. 28 sagt GOTHAN weiter: „Bei dieser Gelegenheit scheinen einige Worte über den vermutlichen Zweck der Entwickelung der Hoftüpfelungsweise der *Gymnospermen* überhaupt angebracht. Bei den paläozoischen haben wir durchweg noch araucarioide Hoftüpfelung, die oft noch an netzförmige Verdickung erinnert, aus der sie hervorgegangen zu denken ist (*Cordaiteen*, viele *Cycadofilices*). Es läßt sich nicht leugnen, daß die gänzliche „Bedeckung" der Hydrostereidenwände mit Hoftüpfeln wegen der damit verbundenen Perforation der Holzzellenwände auf Kosten der Membranfestigkeit erfolgte. Wir sehen daher sehr bald das Bestreben eintreten, die Zahl der Hoftüpfel auf den Wänden zu verringern (einzelne karbonische, viele Rotliegend-Hölzer), bei denen zwar die Alternanz noch durchweg bleibt, aber die Hoftüpfel schon nicht mehr die ganze Hydrostereidenradialwand einnehmen. Da die Hydrostereiden in erster Linie die Wasserleitung in vertikaler Richtung vermitteln, so ist eine größere Anzahl von Kommunikationsstellen an den Enden der Zellen, wo die nächsthöheren mit den darunterliegenden zusammenstoßen, unbedingt notwendig, während in der Mitte der Zellen die Hoftüpfel von geringerer Bedeutung sind (sie vermitteln hier z. B. die Wasserleitung in tangentialer Richtung). Die *Gymnospermen* waren dabei bestrebt, die Hoftüpfel in dieser Zellregion auseinanderzu rücken, was durch die Beseitigung der Alternanz und der damit stets verbundenen Aneinanderdrängung erreicht wurde. So haben denn die heutigen *Coniferen* mehr getrennt stehende, in der Regel nur an den Hydrostereidenenden gehäufte Hoftüpfel aufzuweisen."

Auch PENHALLOW betont den Gegensatz zwischen den *Araucarien* und den übrigen *Coniferen* in bezug auf die Tüpfelung und weist auf

die vielreihige Anordnung der Hoftüpfel bei den ersteren hin, wodurch sie in Verbindung stehen mit *Cordaites*; auch seiner Auffassung nach ist die einreihige und schließlich die isolierte Tüpfelung aus der multiseriaten entstanden; er betont aber, daß dies schon bei *Cordaites* angefangen hat, indem *C. acadianum* 4 Reihen von Hoftüpfeln aufweist, während *C. recentium* deren nur eine Reihe hat, und das Auseinanderrücken der Hoftüpfel zu Sterngruppen ebenfalls schon bei einer *Cordaites*-Art, nämlich bei *C. Newberryi* vorkommt. Da diese Art schon im Karbon, ja sogar schon im mittleren Devon vorkommt, so ist die Bildung von Sterngruppen viel früher eingetreten, als GOTHAN, als er *Cedroxylon transiens* aus dem Jura beschrieb, vermutete.

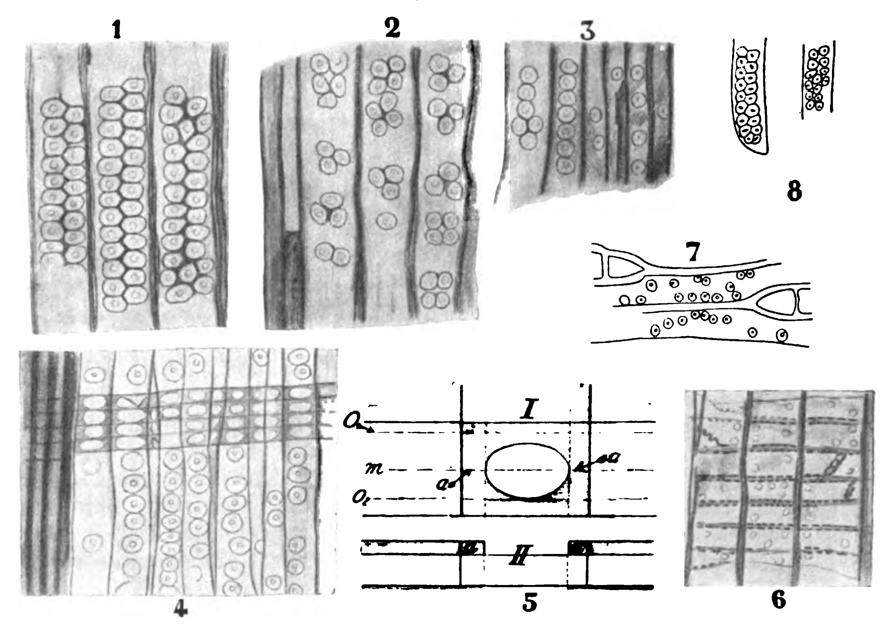
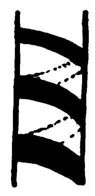


Fig. 3. Verschiedene Typen der Hoftüpfelung. Fig. 1—3 Cedroxylon transiens, nach GOTHAN. 1 Hoftüpfel völlig araucarioid gestellt. 2 Hoftüpfel in Sterngruppen. 3 Hoftüpfelverteilung im Spätholze, nicht araucarioid. 4 Xenoxylon phyllocladioides GOTH. Radialschliff mit Hoftüpfeln und den großen Markstrahltüpfeln (Eiporen) nach GOTHAN. 5 Schema eines eiporigen Markstrahltüpfels; I im Radialschliff, II im Querschliff nach der Trace m in 5 I, a die Absätze der Hydrostereidenwand, O_2 der untere Rand der Eipore. O_1 Trace oberhalb der Eipore. 6 Protopiceoxylon exstinctum, Radialschliff mit sehr deutlicher Abietineentüpfelung. 7 Araucaria imbricata, nach SEWARD, Tangentialschnitt des älteren Holzes mit einer Tüpfelung, die für Araucaria sehr wenig typisch ist. 8 Araucaria excelsa, nach einer Originalzeichnung von Frln. DE BRUYN, Radialschnitt des Wurzelholzes mit typischer Araucarien-Tüpfelung.

Die Tüpfelung denkt PENHALLOW sich infolge einer Zunahme der Wandverdickung bei Spiral- und Netzgefäßen entstanden. Nach ihm ist die erste Verdickungsweise, welche sich sowohl ontogenetisch wie phylogenetisch einstellt, die Spiralverdickung, wie das Protoxylem zeigt.

Indem die Verdickung der Wand sich ausbreitet, entstehen leiterförmig verdickte Tracheiden, d. h. also Tracheiden mit großen, mehr oder weniger elliptischen, dünnen Wandstellen; da aber später die transversalen Wandverdickungen sich in der Längsrichtung lokal ausdehnen, d. h. also anastomosieren, wird die Tracheide schließlich netzförmig

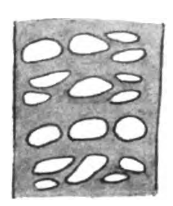
verdickt. So entstehen also mehrreihige dünne Wandstellen, welche sich nun schließlich hoftüpfelartig verdicken, daher ihre multiseriate Anordnung.



Spiral-verdickung.



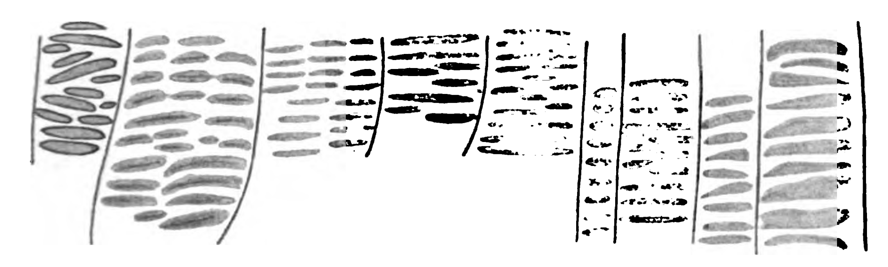
Leiterförmige Verdickung.



Netzförmige Verdickung.

PENHALLOW sagt darüber buchstäblich (S. 38):

„In the *Coniferales* the spirals throughout the entire extent of the protoxylem structure are more or less distinct, though there is a more or less definite tendency to coalescence. Such a tendency becomes most pronounced in the lower *Gymnosperms*, being especially well defined in the *Cycadaceae* and the *Cordaitaceae*. In the former the spirals become approximated and blend in such a manner as to definitely reduce the ;areas devoid of secondary growth which then assume an elongated form and as the latter diminish still further in length, the spirals are eventually replaced by a more general thickening of the wall through secondary growth, and definite pits arise."



Längsschnitt eines Teiles des Strobilusstieles von Encephalartos cycadifolius, nach einer Handzeichnung von Frln. H. L. G. DE BRUYN.

„Such changes are progressive from the protoxylem radially outward through the entire extent of the secondary wood, so that there is a definite series commencing internally with typical spiral elements and terminating outwardly with typically pitted elements, the two being connected by transitional forms. The same structural alterations may be seen in *Cordaites*, which offers a peculiarly instructive illustration of the process because of the regularity with which the changes arise and the extent of the structure in which they lie. As these transformations which are completed within the transition zone are of great phylogenetic importance as well as of taxonomic interest, it will be necessary to trace them somewhat in detail as they appear in *Cordaites Brandlingii*.

In the successive radial development of new tracheids there is a constant tendency to a more uniform thickening of the cellwall by secon-

dary growth. This at first finds expression in the more compact arrangement of the spirals (Fig. 4, 2) which later coalesce at various points, thus giving rise to more localized areas devoid of secondary thickening, and hence to a scalariform structure in which the general lines conform more or less to the direction of the original spirals

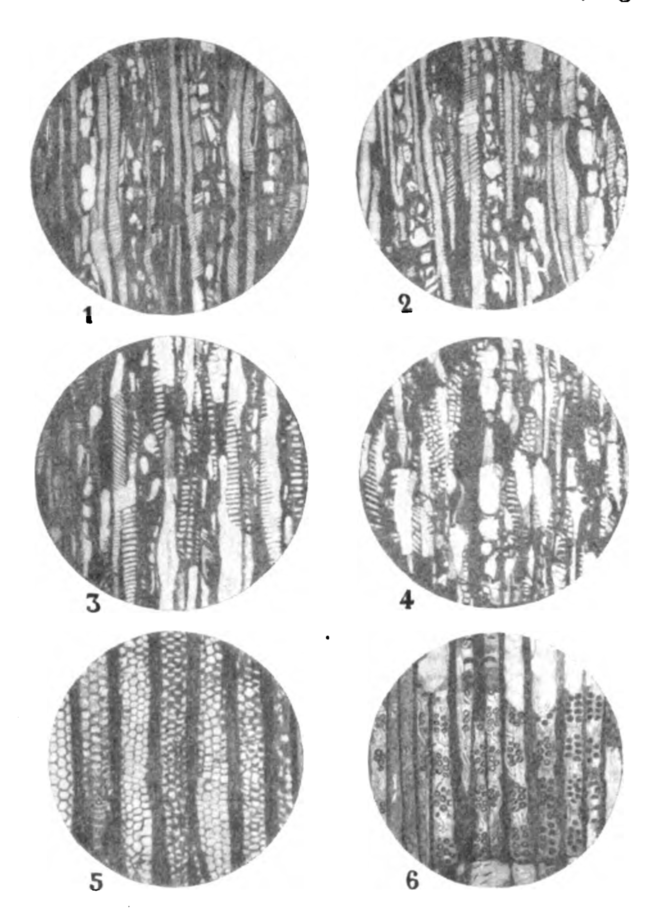


Fig. 4. I. Cordaites Brandlingii. 1 Radialschnitt der Uebergangszone neben dem Marke, das ganz aus Spiraltracheiden bestehende Protoxylem zeigend. 2 Radialschnitt der Uebergangszone genau außerhalb der vorigen, die Spiralen der Tracheiden in leiterförmiger Verdickung übergehend. 3 Desgleichen genau außerhalb der vorigen, die leiterförmige Verdickung ganz ausgebildet. 4 Radialschnitt genau außerhalb der vorigen, die leiterförmige Struktur reduziert zu unvollkommenen vielreihigen Hoftüpfeln. 5 Cordaites acadianum, Radialschnitt mit vollständig ausgebildeten, multiseriaten Hoftüpfeln. 6 Cordaites Newberryi, Radialschnitt, die zu Sterngruppen aufgelösten Hoftüpfelreihen zeigend.

(Fig. 4, 3). By a further modification the elongated thin areas become converted into shorter, often isodiametric areas substantially by a process of division. A further tendency to general thickening of the walls causes the margins of the scalariform structure to project from all sides and extend over the area of arrested growth as a lip, which never completely closes at the center, where there is left a usually circular, some-

times oval or again lenticular. or even oblong, opening and in this manner the bordered pit is formed.... The logical result of an extension of this process would be the reduction of the bordered pit to the condition of a simple pit, and ultimately to its complete obliteration. In the *Coniferae* the reduction of the bordered pit sometimes occurs.... but it becomes most prominent in the *Angiosperms* where it is a characteristic feature. Instances also occur in some of the hard pines, in which the pit is completely obliterated."

Wir sehen also, daß multiseriate Hoftüpfel aus netzförmig verdickten Elementen hervorgehen können, und da nun bei *Heterangium* und *Lyginodendron*, sowie bei den *Coniferen* multiseriate Hoftüpfel vorkommen, so schließt PENHALLOW, daß die *Coniferales* monophyletisch aus *Cycadofilices* hervorgegangen sind.

Dieser Schluß scheint mir jedoch nicht berechtigt, er wäre nur zwingend, wenn netzförmig verdickte Elemente, welche ja die Vorstufe der Hoftüpfelung bilden, bloß bei den *Cycadofilices* vorkommen sollten. Sie finden sich aber auch bei den *Lycopodinen*, z. B. bei *Lepidodendron*, aus welchen die *Coniferen* also in dieser Hinsicht ebenso gut hervorgegangen sein könnten.

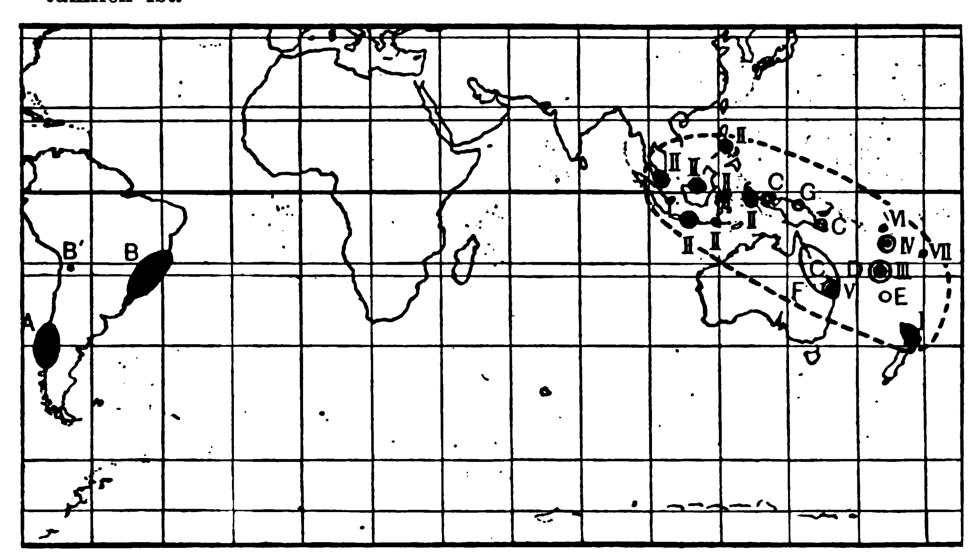
Jedenfalls aber scheint mir die Vielreihigkeit der Hoftüpfel bei den *Araucariaceen* sehr für die Auffassung derjenigen zu sprechen, welche diese Gruppe für primitiv halten. Wir wollen sie also zunächst besprechen.

Zweite Vorlesung.

Die Araucarineae.

Hierher gehört nur eine Familie: die der *Araucariaceae.*

Die *Araucariaceae* enthalten bloß zwei Genera: *Agathis* und *Araucaria,* deren Verbreitung, wie unten stehendes Kärtchen zeigt, sehr eigentümlich ist.



Karte der Verbreitung von Agathis und Araucaria in der Jetztzeit, nach SEWARD. I. Agathis australis (Kauri Pine). II. Agathis loranthifolia (Dammara alba). III. Agathis Moorei. IV. Agathis obtusa. V. Agathis robusta. VI. Agathis macrophylla. VII. Agathis vitiensis. A Araucaria imbricata (Chile Pine) B Araucaria brasiliensis. B^1 Araucaria sariana (eine Abart der vorigen). C Araucaria Cunninghami. D Araucaria Rulei. E Araucaria excelsa. F Araucaria Bidwillii.

Die Verbreitung war aber in früheren Erdperioden viel größer. Fossile *Araucariaceae* sind gefunden in: Nordamerika (Dacota, New Yersey, Long Island), in den nördlichen Polgegenden (Grönland, Louis-Philippe-Insel), in Europa (England, Frankreich, Deutschland, Böhmen, Rußland), in Asien (Britisch-Indien), in Australien (Festland, Neu-Seeland), in der

Antarktis (Kerguelen) in Afrika (Madagaskar, Kapland) und in Südamerika (Patagonien, Rio Negro).

Die jetzt lebenden *Araucarien* sind also nur Reste einer früher viel weiter verbreiteten Gruppe, welche sich, mit Ausnahme von ein paar südamerikanischen Arten, jetzt ganz auf Australien und den Indischen Archipel zurückgezogen hat.

Die beiden zu ihr gehörigen Gattungen unterscheiden sich leicht:

A. Samen von der Tragschuppe frei; geflügelt . . . . *Agathis*
B. Samen mit der Tragschuppe verwachsen; ungeflügelt *Araucaria*

Fangen wir mit dem Genus

Agathis

an. Rumphius war der erste, der eine hierhergehörige Pflanze beschrieb, nämlich *Agathis loranthifolia*, welche er jedoch *Dammara alba* nannte, eine buchstäbliche Uebersetzung des malaischen Namens: Damar puti, d. h. weißes Harz, so genannt nach dem aus ihr von den Einwohnern der Molukken, wo Rumphius die Pflanze beschrieb, gewonnenen Produkt.

Im Jahre 1807 taufte jedoch Salisbury den Namen *Dammara* in *Agathis* um, und wenn wir die Regel befolgen, vor-Linneische Namen nicht zu berücksichtigen, müssen wir diesen Namen akzeptieren. Alte Bäume werden, wie Seward, dem vieles des Folgenden entliehen ist, sagt, bis 160 Fuß hoch und erreichen einen Stammdurchmesser von 12 Fuß. Bedeutend kleinere, aber doch für Europa sehr schöne Exemplare finden sich im Temperate House in Kew.

Der Stamm ist meistens bis auf beträchtliche Höhe kahl und trägt eine breite Krone. Die Zweige entspringen dem Stamme meistens in Scheinwirteln von 4—6, ihr steiles Wachstum sowie die Größe der Blätter machen den Habitus des Baumes aber weit unregelmäßiger als bei *Araucaria*. Charakteristisch für *Agathis* sind die runden Narben, welche nach dem Abfallen der Zweige auf dem Stamme zurückbleiben (Fig. 5, 5).

Die Blätter, welche an den Seitenzweigen meistens gegenständig oder subopponiert sitzen, stehen am Hauptstamme spiralig; ihre Größe ist sogar innerhalb der Art sehr variabel, bei verschiedenen Arten sind sie sehr verschieden, z. B. bei *Agathis australis* 5 bei 1 cm, bei *A. vitiensis* bis 12 cm lang. Ihre Form wechselt von der schmal-lanzettlichen bis zur eiförmig-lanzettlichen oder elliptischen. Die Blätter bleiben mehrere Jahre am Stamme stehen, können sogar 10 Jahre in Funktion bleiben. Aeußerlich sehen die Blätter gewisser Arten denen der Sektion *Nageia* der Gattung *Podocarpus* sehr ähnlich. Das täuschte z. B. Warburg, der *Agathis* für den Gedeh angibt, während die Gattung auf Java nirgendwo im wilden Zustande vorkommt. Koorders wies denn auch das Fehlen von *Agathis* am Gedeh nach.

Agathis australis, die Kauri-Fichte Neu-Seelands, bildet in ihrem Vaterlande große Wälder. Ich entnehme L. Cockayne, A Botanical Survey of the Waipona Kauri Forest (Report to the Department of Lands, New Zealand, Wellington 1908, 44 pp. fol., 20 pl. 1 map) folgendes: Wenige Pflanzenformationen sind besser definiert als die der Kauri-Fichte. Wo man sie auch antrifft, ist man fast sicher, folgende Begleitpflanzen zu finden: *Phlebodium nudum (Fil.)*, *Astelia trinervia (Liliaceae)*, das Kauri-Gras, *Gahnia xanthocarpa (Cyperaceae)*, „the giant cutting-sedge“, *Senecio kirkii (Compositae)*, *Alsenosmia macrophylla (Caprifoliac.)*, *Draco-*

phyllum latifolium (Epacrid.), Cyathea dealbata, Blechnum Fraseri, Bl. filiforme (Filices), Geniostoma ligustrifolium (Loganiac.), Freycinetia Banksii (Pandan.), Metrosideros florida (Myrtac.), Fusanus Cunninghamii (Santal.) und junge Pflanzen von *Dysoxylum spectabile (Meliac.), Beilschmiedia tarairi (Laurac.)* und *Weinmannia sylvicola (Cunoniac.)*. Die Gesellschaft verdankt ihre Physiognomie zum Teil der Form der Kauri-Fichte selbst, zum Teil den dichten und hohen Dickichten von *Astelia* und *Gahnia*. Am Fuße jedes Baumes sammelt sich ein großer Haufen Humus an, der oft *Senecio* und der Liane *Metrosideros* einen Standort bietet.

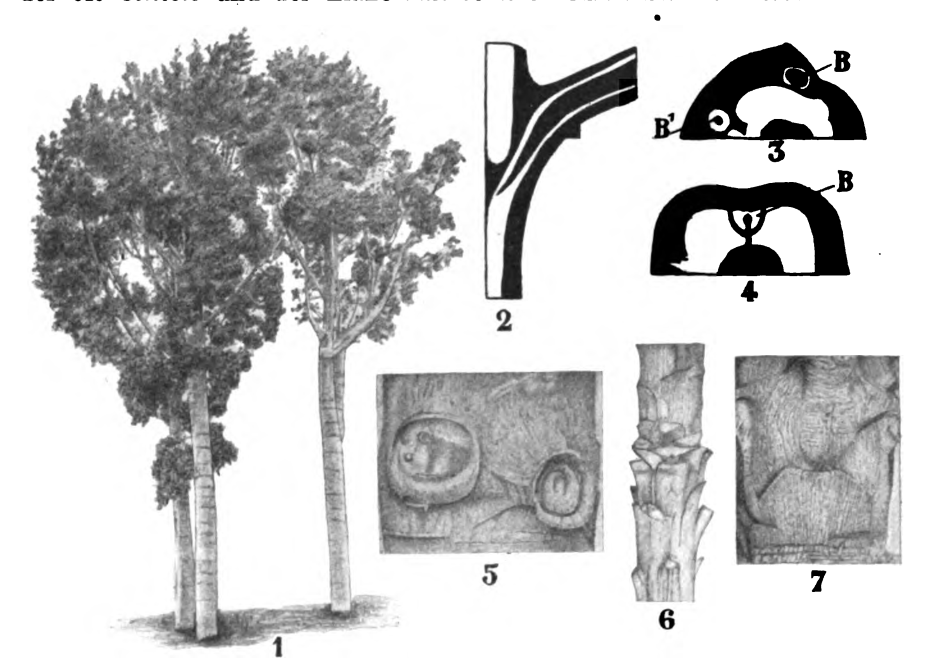


Fig. 5. Agathis. 1 A. robusta Helk. (Kauri-Fichten von Queensland) nach einer Photographie von Dr. Hallier im Botanischen Garten zu Peradeniya, Ceylon, aufgenommen. 2—4 Diagramme, die Anheftung der lateralen Zweige demonstrierend, das Holz ist weiß, Mark und Rinde schwarz. B, B^1 Zweige in der Cortex, welche später (Fig. 4) vom heranwachsenden Stammholze eingeschlossen werden. 5 Die Narben, welche am Hauptstamme nach dem Abwerfen der Seitenzweige zurückbleiben. 6 Junger Stamm, nach Entfernung der Blattspreiten, die herablaufenden Blattbasen zeigend. Etwa in halber Höhe stehen die Blattbasen dicht gedrängt, sie deuten die Stelle einer früheren Endknospe an. 7 Aelteres Stengelstück, die herablaufenden Blattbasen zeigend.

Das Genus *Agathis* ist meistens diöcisch, selten monöcisch. Die männlichen Blüten stehen einzeln in den Achseln der Blätter oder, besser gesagt, etwas oberhalb davon, also supraaxillär. Es sind gestielte, zylindrische Strobili von 2—3 cm Länge bei etwa 1 cm Breite mit einzelnen Schuppen auf dem Stiele.

Die Sporophylle stehen in einer dichten Spirale und bestehen aus einem horizontalen, stielartigen und einem aufgerichteten, dreieckigen, verbreiterten Teile. Jedes Sporophyll trägt 3—15 Sporangien, die Mikrosporen besitzen keine Luftsäcke.

Die weiblichen Blüten sind kugelig oder breit-oblong und können bisweilen bis 1 dm Länge erreichen.

Die Kegelschuppen stehen spiralig und sind breit-dreieckig, mit rechteckig abgebogenem distalen Ende.

Interessant ist es, daß der Kegel von *Agathis australis* einen allmählichen Uebergang der Laubblätter in die Sporophylle zeigt. Die Kegelschuppen fallen wie bei *Abies,* wenn die Samen reif sind, von der Achse ab. Jede Schuppe trägt einen Samen mit einem, selten mit zwei Flügeln. Der Embryo hat 2 Kotyledonen.

Betrachten wir jetzt die verschiedenen Organe etwas näher.

Der Stengel.

Der junge Stengel von *Agathis robusta* ist mit spiralig gestellten Blättern bedeckt (Fig. 5, 6), welche sogar, nachdem schon Kork gebildet ist, noch vorhanden sind, und deren gestreckte Basalteile schmale Rippen am Stengel bilden (Fig. 5, 7).

Interessant ist die Insertion der Seitenzweige. Auf dem Längsschnitt (Fig. 5, 2) zeigt sich, daß der anscheinend horizontal angesetzte Zweig in Wirklichkeit ziemlich steil den Stamm verläßt und sich erst nachträglich horizontal abbiegt. Das umfangreiche Mark des Zweiges ist etwas erweitert an der Stelle, wo die Rinde des Stengels und des Zweiges aneinanderschließen, und wird dann ganz allmählich enger, bis es mit dem Mark des Stammes in Verbindung tritt. Die Rinde des Stammes oberhalb der Zweiginsertion verläuft als eine schmale Fortsetzung zwischen dem Hals des Stammes und des Seitenzweiges und vereinigt sich bisweilen mit dem Mark des Stammes (Fig. 5, 2, 4).

Die Insertion ist demnach ganz anders als bei *Araucaria,* bei der die Zweige in der Tat horizontal abstehen.

Sehr deutlich zeigt *Agathis,* wie die Seitenzweige später von dem in die Dicke wachsenden Stammholze eingeschlossen werden (Fig. 5, 4).

Der Vegetationspunkt des Stammes ist von stumpfen Knospenschuppen dicht eingehüllt, und dadurch sind sterile *Agathis*-Zweige leicht von den Zweigen von *Podocarpus* der Sektion *Nageia* zu unterscheiden, bei denen die Knospenschuppen spitz sind. So sind die Knospen von *Agathis loranthifolia* kugelig, die der *Podocarpus*-Art vom Gedeh kegelförmig-spitz.

Das Mark ist meistens weit, im Protoxylem beschreibt Seward Tracheiden mit Spiralverdickung und etwas weiter nach außen Tracheiden, welche neben feiner Spiralverdickung Hoftüpfel besitzen. Penhallow sagt hingegen, daß Spiralverdickung zusammen mit Hoftüpfeln nur bei *Taxus, Torreya, Larix, Pseudotsuga* und einigen *Pinus*-Arten vorkommt.

Das sekundäre Holz besteht aus uni- und biseriat getüpfelten Tracheiden, ja bisweilen kommen sogar 3—4 Reihen vor. Auffallend ist es, daß sowohl bei *Agathis* wie bei *Araucaria,* deren sekundäres Holz überhaupt sehr ähnlich ist, auch im Spätholze auf den Tangentialwänden Hoftüpfel vorhanden sind.

Holzparenchym fehlt völlig. Die Markstrahlen sind auf dem Tangentialschnitt nur eine Zelle breit und 1—20 Zellen hoch, bei *Agathis robusta* aber bisweilen 2 Zellenreihen breit.

Die Cambiumzone ist sehr breit, bisweilen bis zu 20 Zellen. Im Phloem treffen wir neben Siebgefäßen und Eiweißzellen lange, dickwandige, mit Kalkoxalatkristallen gefüllte Fasern an, sowie zerstreute

sekretorische Zellen. Bei gewissen Arten sind die Jahresringe sehr deutlich, bei anderen kaum sichtbar.

Harz wird in sehr primitiver Weise gebildet, nämlich in unveränderten Tracheiden, welche PENHALLOW deswegen Harztracheiden nennt. In diesen Tracheiden fließt das Harz zu Querbändern zusammen, welche Querwände vortäuschen und zu der Annahme geführt haben, es sei bei *Agathis* Holzparenchym vorhanden. Während die *Cordaiten* in hohem Grade Harztracheiden bildeten, sind sie bei rezenten *Coniferen* nur bei *Agathis* und *Araucaria* vorhanden.

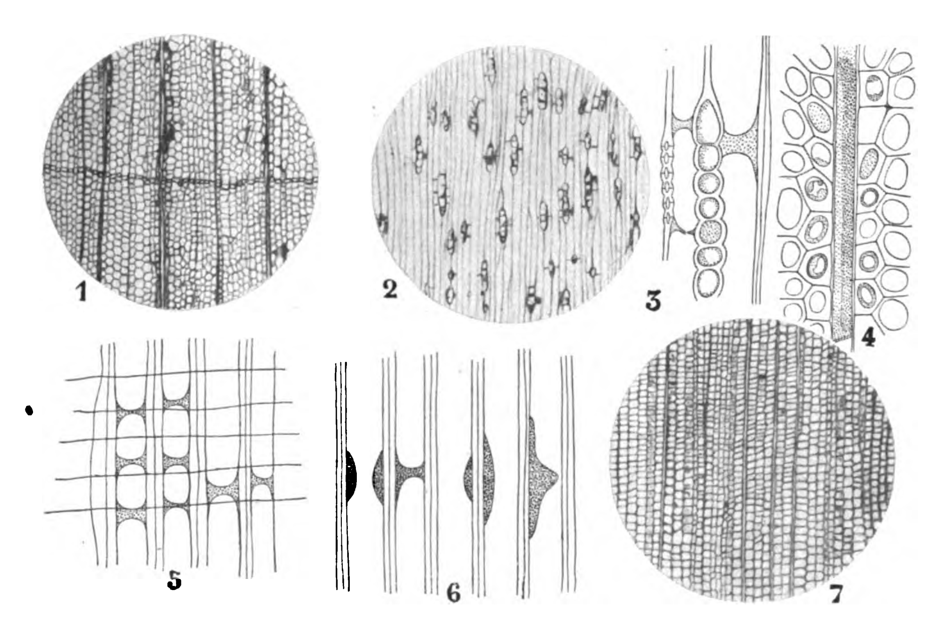


Fig. 6. **Agathis australis**, nach PENHALLOW. 1 Querschnitt, deutlich den Zuwachsring und den Unterschied zwischen Früh- und Spätholz zeigend, sowie die Anordnung der Harzzellen in der Nähe der Markstrahlen. 2 Tangentialschnitt, den Charakter der Markstrahlen und das Vorkommen der Harzplatten zeigend. 3 Tangentialschnitt, das Verhalten zwischen Harzplatten und Markstrahl zeigend; links unten eine gebrochene Harzplatte. 4 Querschnitt, die Anordnung der Harzplatten auf beiden Seiten des Markstrahles zeigend. 5 Radialschnitt, die lokale Verdickung der Tracheidenwand und das Vorkommen von Harzplatten gegenüber einem Markstrahl zeigend. 6 Radialschnitt, die Bildungsweise der Harzplatten zeigend. 7 **Cordaites Materiarium**, nach PENHALLOW. Querschnitt, das Fehlen von Jahresringen, den Charakter der Tracheiden und die Verteilung der Harztracheiden in der Nähe der Markstrahlen zeigend.

Die Hoftüpfel sind mehr oder weniger sechseckig, und solche Hoftüpfel kommen nur bei folgenden *Gymnospermen* vor:

Cordaites	1—5-seriat
Araucarioxylon	1—4 „
Araucaria	1—3 „
Dammara	1—3 „

Bei den *Araucarien* kommen folgende Fälle vor. In unten stehender Tabelle sind die rezenten Arten durch gesperrten Druck hervorgehoben, alle anderen sind fossil.

	1-seriat	2-seriat	3-seriat	4-seriat
Araucaria Bidwillii	×	.	.	.
„ Wurtembergianum	×	.	.	.
„ Schmidianum	×	.	.	.
„ hugelianum	×	.	.	.
„ excelsa	.	×	.	.
„ arizonicum	.	×	.	.
„ Edwardianum	.	×	.	.
„ virginianum	.	×	.	.
„ Doeringii	.	×	.	.
„ subtile	.	×	.	.
„ argilliacola	.	.	×	.
„ Heerii	.	.	×	.
„ Cunninghamii	.	.	×	.
„ Robertianum	.	.	.	×

Robertianum ist also die primitivste, und da bei *Agathis* sowie bei *Araucaria Cunninghamii*, welche der nächstprimitiven Gruppe von *Araucaria* angehört, bis 3 Reihen von Hoftüpfeln vorkommen können, so steht *Agathis* auf einem ziemlich primitiven Standpunkte, ja dadurch, nach PENHALLOWS Auffassung, überhaupt auf einer niedrigeren Stufe als die Gattung *Araucaria.* Ich möchte aber auf die Zahl der Reihen der Hoftüpfel nicht so viel Gewicht legen, zumal weil sie bei derselben Art in verschiedenen Teilen verschieden ist; so konnte Frln. DE BRUYN z. B. nachweisen, daß im Wurzelholze von *Araucaria excelsa* auch 3 seriate Hoftüpfel vorkommen können.

Im Gegensatz zu *Araucaria* hat *Agathis* auch auf den Tangentialwänden der Tracheiden Hoftüpfel. Während, wie wir sahen, im Holze nur Holztracheiden vorkommen, finden wir Harzkanäle in Rinde und Mark.

In bezug auf den Ursprung von Harzzellen und Harzkanälen weist PENHALLOW auf die Schleimkanäle der *Eusporangiaten* hin und kommt zu folgenden Schlußfolgerungen:

1) Die Schleimkanäle der *Eusporangiaten* dürfen als die Ahnen der Harzkanäle der höheren Pflanzen betrachtet werden, sie selber sind aber offenbar aus Aggregierung von schleimführenden einfachen Parenchymzellen entstanden.
2) Harzkanäle fehlen gänzlich im Holze der Farnstämme, der *Cycadofilices, Cycadeen, Cordaites* und *Araucarioxylon.*
3) Harzzellen sind häufig in Mark und Rinde von *Cordaites,* fehlen aber in dessen Holze.
4) Harzkanäle finden sich in Rinde und Mark von *Cycadeen, Agathis* und *Araucaria,* sowie im allgemeinen bei den *Coniferen,* wo sie auch ganz allgemein in den Blättern vorkommen.

Schließlich meint PENHALLOW, aus anatomischen Gründen zu der Ansicht berechtigt zu sein (l. c. S. 156), „daß *Dammara (Agathis)* und *Araucaria* (inkl. *Araucarioxylon*) nicht nur auf niedrigerer Stufe als die *Coniferalen* als Ganzes stehen, sondern entschieden cordaitisch sind“.

Auch SEWARD betrachtet sie als die niedrigsten *Coniferen,* will sie aber von den *Lepidodendraceen* herleiten, wofür die anatomische Struktur ihrer Stämme, welche ja eustel sind, nicht gerade spricht; sind doch die *Lepidodendraceae* haplostel oder siphonostel, wenn auch zugegeben werden muß, daß bei gewissen *Sigillarien* ein Uebergang zur Eustelie stattfindet.

Die Wurzeln

von *Agathis* sind noch nicht genau anatomisch untersucht worden, wir wollen deshalb über die Wurzelstruktur der *Araucarieae* einige Worte

bei der Behandlung des anderen Genus dieser Familie, *Araucaria,* sagen.

Ueber die

Blätter

sei aber hier einiges mitgeteilt. Die Blätter von *Agathis* besitzen eine ganze Anzahl von parallelen Nerven, z. B. etwa 16 bei *Agathis australis.* Sie gabeln sich, bald nachdem sie in die Lamina eingetreten sind, und das ist meistens die einzige Verzweigung, welche sie zeigen. Als charakteristisch für die Gattung sind zu betrachten die regelmäßige Alternanz von sekretorischen Kanälen und Blattnerven, welche man sehr deutlich sieht, nachdem man das Chlorophyll mittels Alkohols entfernt hat, und das Vorkommen großer und eigentümlich verzweigter Idioblasten im Mesophyll. Alle Arten haben kryptopore Spaltöffnungen, gewisse Arten sind aber xerophytischer als andere. So haben die verhältnismäßig dicken und steifen Blätter von *Agathis australis* und *A. obtusa* eine dickere Cuticula, mehr hypodermale Fasern und verzweigte Idioblasten als die dünneren Blätter anderer Arten.

Am interessantesten ist gewiß das Vorhandensein eines sogenannten Transfusionsgewebes, und da dies ein bei *Coniferen* allgemeines Vorkommen ist, mag hier etwas gesagt werden über das

Transfusionsgewebe bei den *Coniferen*,

welches ich zumal den Aufsätzen BERNARDS (Beih. z. Bot. Centralbl., XVII, 1904, und XXII, 1907) entnehme.

Um die Gefäßbündel der *Coniferen*-Blätter herum findet man eigentümliche tracheidenartige Zellen, welche zusammen ein gut begrenztes Gewebe bilden: das sogenannte Transfusionsgewebe.

Ihrer Form und Lage nach wäre der Name Tracheidalparenchym für diese Zellen recht geeignet; die Zellwände sind ziemlich dick, verholzt, spiralig oder netzartig verdickt und oft behöft getüpfelt.

Dieses Gewebe wurde zuerst 1847 von KARSTEN bemerkt, aber erst 1864 von FRANK näher untersucht.

Er beschreibt es bei *Taxus* und betrachtet es als eine Uebergangsform von den prosenchymatischen Elementen des Gefäßbündels zu den parenchymatischen des Mesenchyms.

v. MOHL gab ihm 1871 den Namen Transfusionsgewebe und erinnerte daran, daß FRANK beobachtete, daß es bei *Taxus* unter gleichzeitiger Reduktion des Xylems des Gefäßbündels allmählich von der Basis des Blattes nach oben hin zunimmt, bis an der Spitze des Blattes nur noch Transfusionsgewebe vorhanden ist. Dieses Gewebe findet sich, wie v. MOHL nachwies, auch bei *Podocarpus,* wo ebenso wie bei *Cycas* lange Zellen das ganze Blatt durchlaufen und in der Nähe der Gefäßbündel endigen. Dieses Transfusionsgewebe ist auf die Blätter beschränkt, es ist nirgends in den Zweigen zu finden, ja nicht einmal in den Blattstielen von *Ginkgo* [1]) und steht offenbar zu der Saftbewegung im Blatte in Beziehung. Nach FRANKS Auffassung gehört es noch zum Gefäßbündel; da es aber an der Blattspitze z. B. allein vorhanden sein kann, schließt sich v. MOHL der 1864 von THOMAS ausgesprochenen Ansicht

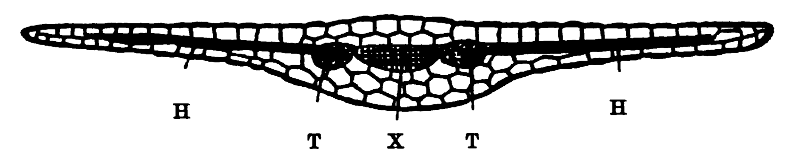
1) BERNARD fand aber, daß es bei Ginkgo im Blattstiele bisweilen vorkommen kann; in Leiden kultivierten Pflanzen fehlte es, bei in Genf kultivierten war es aber vorhanden.

an, daß es sich hier um modifiziertes Blattparenchym handelt. THOMAS unterschied damals nämlich bei *Podocarpus* zwei besondere Gewebearten, welche später leider öfters verwechselt worden sind.

Macht man einen Querschnitt durch ein Blatt einer breitblätterigen *Podocarpus*, z. B. von *P. latifolia*, in nicht zu großer Entfernung von der Spitze, so sieht man neben den Gefäßbündeln jederseits eine Gruppe von Tracheiden liegen, welche THOMAS veränderte Parenchymzellen nennt, und von da aus nach den Rändern des Blattes hin langgestreckte, mehr oder weniger verdickte, bisweilen auch verholzte Elemente, welche THOMAS Mitteldiachym nennt.

Beide zusammen hat man öfters Transfusionsgewebe genannt; besser ist es, mit BERNARD nur ersteres Gewebe Transfusionsgewebe zu nennen und letzteres als Hydrostereom zu betrachten.

Wir erhalten dann für *Podocarpus* etwa folgendes Bild:



Diagrammatischer Querschnitt eines Podocarpus-Blattes. H Hydrostereom (Mitteldiachym), T Transfusionsgewebe (veränderte Parenchymzellen), X Xylem des Gefäßbündels.

Dieses Hydrostereom geht bei *Cycas* nach LIGNIER unmerklich in das Transfusionsgewebe über, deswegen hält er die beiden Gewebearten nicht für prinzipiell verschieden und erblickt in ihnen nur einen Rest der bei *Stangeria* noch vorhandenen, bei *Cycas* aber obsoleten Seitennerven.

Nach ihm ist es also der letzte Rest der lateralen Nerven der Ahnen der *Gymnospermen*.

Nun ist das Gefäßbündel bei *Cycas*, wie wir sahen, mesarch, d. h. also, es gibt dort zentripetales und zentrifugales Holz, hingegen fehlt allen übrigen *Gymnospermen* wie allen *Angiospermen* dieses zentripetale Holz, welches bei *Cycas* zwischen dem zentrifugalen Holz und dem Transfusionsgewebe liegt.

WORSDELL wies nun 1897 nach, daß das Transfusionsgewebe von *Cycas* bloß eine laterale Ausdehnung des zentripetalen Holzes ist, und schließt daraus, daß das Transfusionsgewebe der *Coniferen* als ein letzter Rest des zentripetalen Holzes der *Cycadeen* zu betrachten sei, worin er ein wichtiges Argument für die Ableitung der *Coniferen* von der *Cycadeen*-Gruppe erblickt.

Zu demselben Resultate gelangt der Hauptsache nach BERNARD; er sagt u. a.:

„Ich stimme in meiner Auffassung nicht überein mit LIGNIER, der das Transfusionsgewebe als einen Rest der ehemaligen lateralen Nervatur betrachtet, auch nicht mit jenen Forschern, welche darin nur modifiziertes Parenchym erblicken, das die fehlenden lateralen Nerven ersetzen soll, aber meiner Meinung nach hat die Pflanze, vielleicht zum Zwecke des Ersatzes der lateralen Nerven, ein schon vorhandenes Gewebe, das zentripetale Holz, modifiziert."

Er geht aber einen Schritt weiter als WORSDELL, indem er nicht wie dieser sagt, daß das Transfusionsgewebe der *Coniferen* eine letzte

Andeutung des zentripetalen Holzes ihrer *Cycadeen*-artigen Ahnen ist, sondern er behauptet: das Transfusionsgewebe der *Coniferen* ist zentripetales Holz, und wenn man, wie es WORSDELL tut, das Transfusionsgewebe der *Cycadeen* als modifiziertes, zentripetales Holz betrachtet, so liegt in der Tat kein Grund vor, dieses selbe Gewebe bei den *Coniferen* nicht für zentripetales Holz zu halten.

Wir haben also bei *Podocarpus* nach BERNARD zentripetales Holz (Transfusionsgewebe) und Hydrostereom. Letzteres kann sehr verschieden ausgebildet sein, es kann sogar ganz parenchymatös werden, indem die Verdickung der Wände fehlt, und ist nur eine Modifikation des Blattparenchyms, welche mit zentripetalem Holze nichts zu tun hat.

Selbstverständlich gibt der Nachweis von zentripetalem Holze bei den *Coniferen*, den WORSDELL und BERNARD erbrachten, eine Stütze für die Meinung, die *Coniferen* seien von *Cycadeen*-artigen Ahnen herzuleiten.

Ist es aber dafür ein Beweis? Leider nicht, denn in den Blättern von *Lepidodendron* findet man auch Transfusionsgewebe, und viele *Lepidodendren* hatten ebenfalls mesarche Bündel, so daß die Resultate von WORSDELL und BERNARD uns nicht in den Stand setzen, eine Wahl zu treffen zwischen *Lycopodiales* und *Cycadales* als Ahnen der *Coniferen*, und damit verliert die ganze Frage für unseren Zweck, die Ableitung der *Araucarien*, viel an Interesse.

Ueber das

Vorkommen des zentripetalen Holzes in *Agathis*-Blättern

sagt BERNARD:

A. loranthifolia hat parallele Nerven, welche in einem isodiametrisch-parenchymatischen Mesophyll verlaufen. In jenem Mesophyll liegen sternförmige Idioblasten, welche man, wie man bei *Sciadopitys* getan hat, mit dem transversalen Hydrostereom von *Podocarpus* würde homologisieren können. Die Gefäßbündel haben an ihrer Basis stark entwickeltes zentrifugales Holz, welches aus radialen, durch Markstrahlen getrennten Reihen besteht.

Das Protoxylem ist deutlich; von der Basis des Blattes zu der Spitze schreitend, sieht man nach und nach, wie die Figg. 7 und 8 zeigen, zunächst in Berührung mit dem Protoxylem einige Zellen des zentripetalen Holzes erscheinen und dieses mehr und mehr zunehmen, bogenförmig werden und einen Flügel großer getüpfelter Elemente bilden, welche sich nach dem Phloemteile des Gefäßbündels hinbiegen. Nach und nach nimmt das zentrifugale Holz ab, in dem Maße wie das zentripetale zunimmt, nahe der Spitze überwiegt letzteres ganz, es ist ein deutlich mesarches Bündel gebildet worden, und schließlich bleibt an der äußersten Spitze nur noch zentripetales Holz übrig.

Auch in den männlichen und weiblichen Schuppen, in den Makro- und Mikrosporophyllen also, findet sich bei *Agathis* ein wohlentwickeltes zentripetales Holz, dem der *Cycadeen* völlig vergleichbar, ja die Analogie mit den *Cycadeen* ist so groß, daß es sogar einem geübten Beobachter fast unmöglich sein würde zu sagen, ob eine dem zentralen Holze entnommene Partie einer *Cycadee* oder einer *Agathis* entstammte. Die Aehnlichkeit des zentripetalen Holzes in den Sporophyllen und in den Blättern von *Agathis*, sowie die Uebereinstimmung mit dem gleichnamigen

Fig. 7. **Agathis loranthifolia**, nach BERNARD. 1 Blattbasis, mit vielem zentrifugalen Holze und kaum anfangender Bildung zentripetalen Holzes. 2 Blattmitte, Zunahme des zentripetalen, Abnahme des zentrifugalen Holzes. 3 Blattmitte, die Neigung des zentripetalen Holzes zur bogenförmigen Ausbildung zeigend. PX Protoxylem, CP zentripetales Holz, CF zentrifugales Holz, L Phloem.

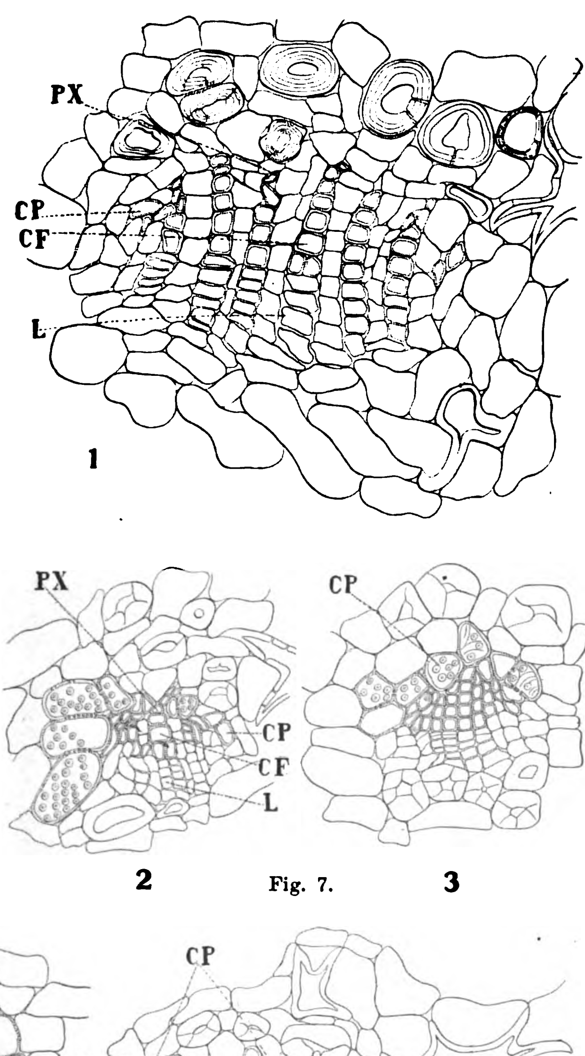


Fig. 7.

Fig. 8. **Agathis loranthifolia**, nach BERNARD. 4 Blattmitte, weitere Ausbildung des zentripetalen Holzes. 5 Schnitt nahe der Spitze, das zentripetale Holz bogenförmig. 6 Dasselbe, weitere Reduktion des zentrifugalen Holzes. 7 Spitze eines marginalen Nerven, nur noch zentripetales Holz vorhanden. Buchstaben wie in Fig. 7.

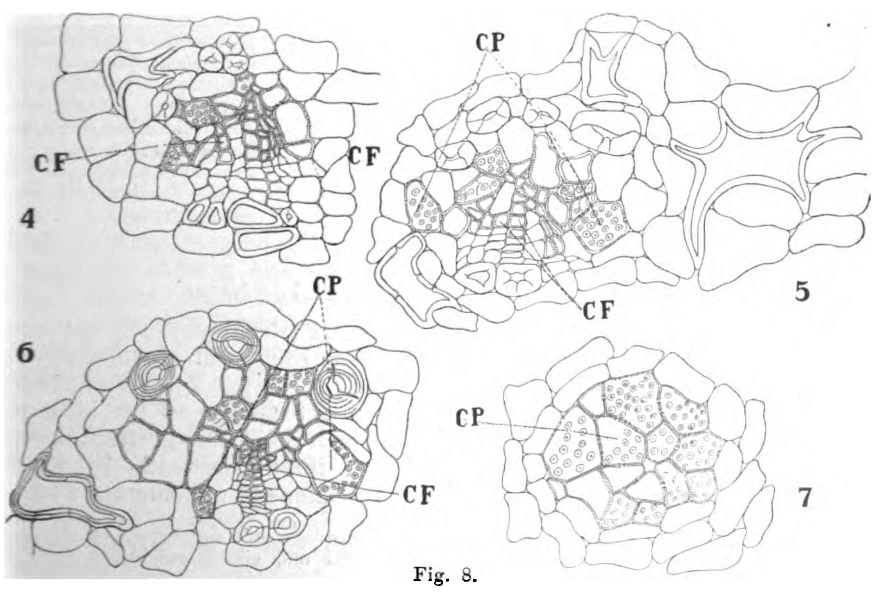


Fig. 8.

Gewebe von *Podocarpus* mag aus einer Vergleichung der Fig. 9 mit Fig. 7 und 8 hervorgehen.

Wichtig scheint mir das Vorkommen des zentripetalen Xylems in den fertilen Schuppen bei *Agathis* zumal deshalb, weil hier ein auf die Blätter der *Coniferen* beschränktes Gewebe vorkommt, und es also zeigt, daß die fertilen Schuppen von *Agathis* Blattorgane, die Fruktifikationsorgane demnach Blüten sind.

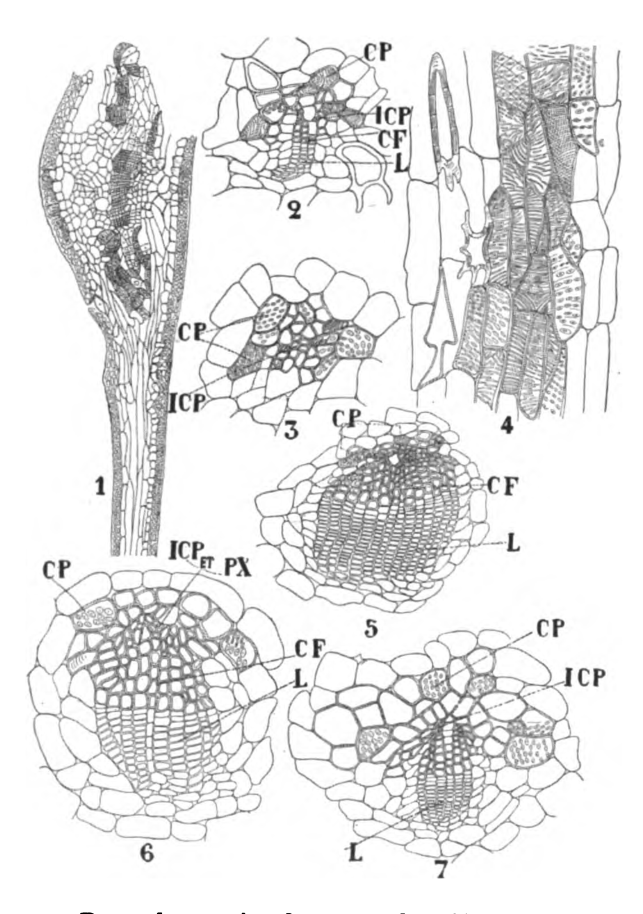


Fig. 9. 1 Podocarpus latifolia. Querschnitt des halben Blattes nach einer Handzeichnung von Frln. H. de Bruyn. 2—7 Agathis borneensis, nach Bernard. 2 Querschnitt durch die Mitte eines Mikrosporophylls, CF zentrifugales Holz, CP zentripetales Holz, getüpfelt und leiterförmig, in einem Bogen angeordnet, ICP Initialen des zentripetalen Xylems, PX Protoxylem, X″ sekundäres Holz, L Phloem, F Fasern. 3 Querschnitt durch die Spitze eines Mikrosporphylls, das zentrifugale Xylem verschwunden. 4 Längsschnitt in der Nähe der Spitze eines Mikrosporophylls, das centripetale Xylem aus getüpfelten und leiterförmig verdickten, kurzen Tracheiden bestehend. 5 Querschnitt durch die Basis eines Makrosporophylls, das zentripetale Xylem bogenförmig, aber wenig entwickelt, getüpfelt und leiterförmig, die Initialen vermischt mit dem Protoxylem. 6 Querschnitt eines Makrosporophylls, etwas weiter nach oben, das zentrifugale Xylem nimmt ab, das zentripetale zu. 7 Querschnitt durch die Mitte einer weiblichen Schuppe, weitere Abnahme des zentrifugalen und weitere Zunahme des zentripetalen Xylems.

Betrachten wir also zunächst die

männlichen Blüten von *Agathis*.

Sie sind am ausführlichsten von Thibout (Recherches sur l'appareil mâle des Gymnospermes [Dissertation Lille, 1896]) für *Agathis robusta* beschrieben.

Die ♂ Blüten dieser queensländischen Art sind 3—7 cm lang und nur $^1/_2$—1 cm breit, sie stehen, bald sitzend, bald kurzgestielt, in den Achseln der Blätter. Jede Blüte trägt an ihrer Basis 12—14 kleine, sterile Schuppen [1]), von denen die unteren meistens in opponierten Paaren,

1) Diese Schuppen stimmen in Aeußerem und Struktur mit den Schuppen der vegetativen Knospen überein. Sie erhalten ein Gefäßbündel und eine Harzdrüse, welche sich

die oberen in vierzähligen Wirteln stehen. Unmittelbar oberhalb dieser sterilen Schuppen treffen wir die sehr zahlreichen, ebenfalls wirtelig gestellten Mikrosporophylle an und zwar 16—20 in jedem Wirtel.

Das Mikrosporophyll hat einen stielförmigen Teil von etwa 3 mm Länge, der senkrecht auf der Blütenachse inseriert ist. An der distalen Oberseite schwillt der Stiel zu einem kleinen Knöpfchen an, das den nach oben gerichteten, stark reduzierten Teil der schildförmigen Lamina darstellt. Der gut entwickelte, nach unten gerichtete Teil des Schildes trägt an seiner adaxialen Seite drei Mikrosporangien (Fig. 10, 1, 2), eine für *Agathis* sehr kleine Zahl, und zwar 2 etwas höher, das dritte etwas niedriger inseriert.

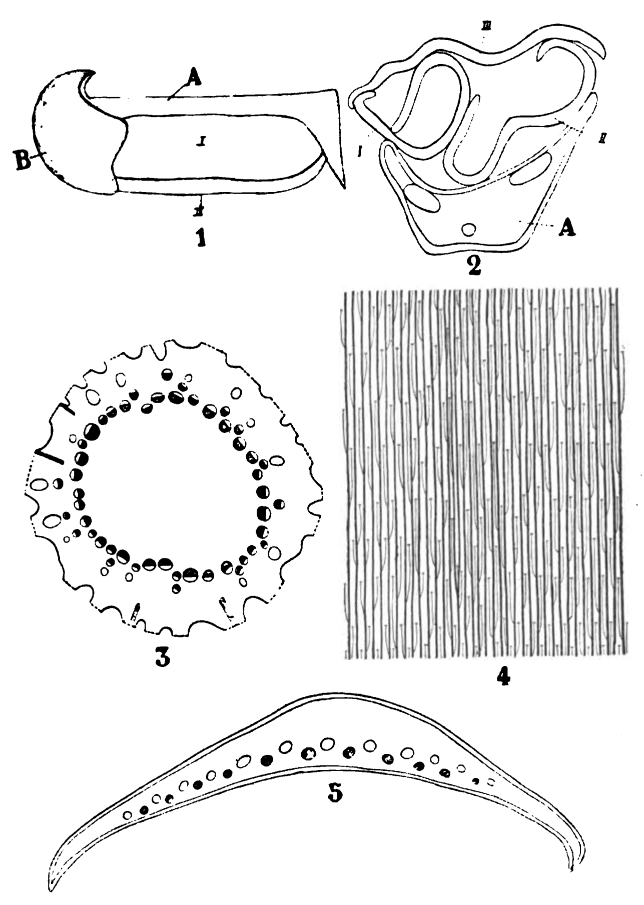


Fig. 10. **Agathis robusta**, nach THIBOUT. 1 Seitenansicht des Mikrosporophylls. A stielförmiger Teil, B schildförmiger Teil, I eine der beiden lateralen (höher auf dem Schilde inserierten) Mikrosporangien, II das mediane (niedriger auf dem Schilde) inserierte Mikrosporangium. 2 Querschnitt durch den Stiel des Mikrosporophylls mit den geöffneten Sporangien. A Stiel, I, II laterale Sporangien, III medianes Sporangium. 3 Querschnitt der Blütenachse. 4 Schema des Gefäßbündelverlaufes in der Blütenachse. 5 Querschnitt durch eine sterile Schuppe an der Basis der Bractee, die alternierende Lagerung von Gefäßbündeln und Harzdrüsen zeigend.

Diese Mikrosporangien strecken sich horizontal dem Stiele des Mikrosporophylls entlang aus und sind fast ebenso lang wie der Stiel. Die beiden oberen Mikrosporangien stehen links und rechts von der Mediane, das mittlere, das bisweilen fehlt, liegt in der Mediane. Die drei Mikrosporangien sind weder unter sich, noch mit dem Stiele des Mikrosporophylls verbunden. In das Mikrosporophyll tritt nur ein Gefäßbündel ein, das bis an die Spitze des Stieles unverzweigt bleibt und sich dort in zwei ungleiche Zweige teilt. Der stärkere Zweig steigt bis zur Insertion der Mikrosporangien herunter, wo er in einer Gruppe kugel-

schon in der Achse gabeln; sobald sie in die Bractee eingetreten sind, sich aber wiederholt verzweigen, wodurch eine regelmäßige Alternanz von Gefäßbündeln und Harzdrüsen entsteht (Fig. 10, 5).

förmiger Zellen endet. Der dünnere Zweig endet im oberen Teile des Schildes. Mit dem Gefäßbündel tritt ein Harzkanal in den Stiel des Sporophylls ein, gabelt sich an der Basis, diese Gabelzweige divergieren und erstrecken sich bis an den aufgerichteten Teil des Schildes.

Die oberen beiden Mikrosporangien öffnen sich an deren Unterseiten, das untere (mediane) an seiner Oberseite (Fig. 10, 2). Bei der Oeffnung ziehen sie sich etwa bis zu ihrer halben Länge zusammen.

Die Wand der Mikrosporangien besteht aus einer Epidermis und aus einer inneren, aus dünnen, abgeflachten Elementen aufgebauten Schicht; eine Mittelschicht ist nicht differenziert.

In der Blütenachse findet sich ein Kreis von Gefäßbündeln, welche in dem Augenblick, wo das eine in ein Sporophyll eintritt, an seiner Außenseite eine Harzdrüse bildet (Fig. 10, 3).

Der Gefäßbündelverlauf in der Blütenachse (Fig. 10, 4) kann als Typus für den größeren Teil der *Coniferen* mit wirtelig gestellten Mikrosporophyllen gelten.

Die Hauptgefäßbündel, deren Zahl doppelt so groß ist wie die der Sporophylle in jedem Wirtel, stehen im Kreise. Jedes Gefäßbündel eines Sporophylls setzt sich, wenn es in die Achse eintritt, einem der beiden Ersatzbündel an, welche links und rechts von der Symmetrieebene des Mikrosporophylls stehen. Im allgemeinen erhält jedes Ersatzbündel (faisceau réparateur) die aufeinander folgenden Insertionen der Sporophyllbündel abwechselnd auf der linken und rechten Seite. Da die Blüte, wenn sie eine gewisse Größe erreicht hat, sich bogenförmig krümmt, ist die Anordnung am besten zu sehen auf der konvexen Seite; auf der konkaven ist die Sache durch die stattfindende Zusammenpressung weniger deutlich. Im Diagramm entsprechen die Seiten der konvexen, das Zentrum der konkaven Seite der Achse. An der Basis der Blütenachse vereinigen sich die Ersatzbündel zu einem ununterbrochenen Holzringe. Der Pollen ist von dem von *Araucaria* kaum unterscheidbar.

Die weiblichen Blüten von *Agathis*

sind bei allen Arten nach demselben Plane gebaut, die Differenzen bei den verschiedenen Arten nur von untergeordneter Bedeutung. Die Kegel sind fast kugelig, und erinnern durch ihre glatte Oberfläche, durch die imbricaten und ineinanderschließenden Enden der Schuppen an die von *Cedrus*. Wie bei dieser fallen sie, mit Ausnahme der an der Achsenspitze stehenden, bei der Reife ab.

Die Schuppen sind bei *A. Moorei* etwa 3,7 cm lang und an ihrer breitesten Stelle fast ebenso (± 3,3 cm) breit. Ihre Form ist breit-dreieckig mit dünner, abgestutzter Basis, welche ein einziges Gefäßbündel erhält. Der einzige Samen (Fig. 11, 9) liegt in der Mediane, er hat einen einzigen großen Flügel, der über den Rand der Schuppe hervorragt und auf der Innenseite der benachbarten Schuppe ruht. Die Schuppenränder sind dünn, membranartig und asymmetrisch. Nach Entfernung des Samens sieht man die dünne Anheftungsstelle als kleine Narbe (Fig. 11, 8). Auf dem Längsschnitt einer samentragenden Schuppe sieht man erst recht, wie dünn die Anheftungsstelle des Ovulums ist (Fig. 11, 13). Um einen trockenen reifen Kegel von *Agathis* zusammenzuhalten, ist es nötig, die Schuppen mittels Bindfaden zusammenzuschnüren; sobald man den Zwirn entfernt, fallen die Schuppen plötzlich ab.



Diese Eigentümlichkeit beruht auf der Struktur der Samenschuppen. Betrachtet man eine Schuppe von der unteren (abaxialen) Seite, so sieht man einen stark hervorragenden Kamm am Rande der Schuppe etwas abseits der Mediane. Die Ränder der angrenzenden Schuppen stoßen an diesen Kamm an, so daß dieser das seitliche Uebereinanderschieben der Schuppen verhindert. Sobald nun der gegenseitige Druck, der durch die übereinander liegenden Schuppen ausgeübt wird, aufhört, schlüpfen die Ränder über den Kamm hin, und der Kegel fällt auseinander.

In jede Schuppe tritt ein Gefäßbündel ein, das etwas abseits von der unteren Ecke einer Masche der Achsenstele entspringt (Fig. 11, 12).

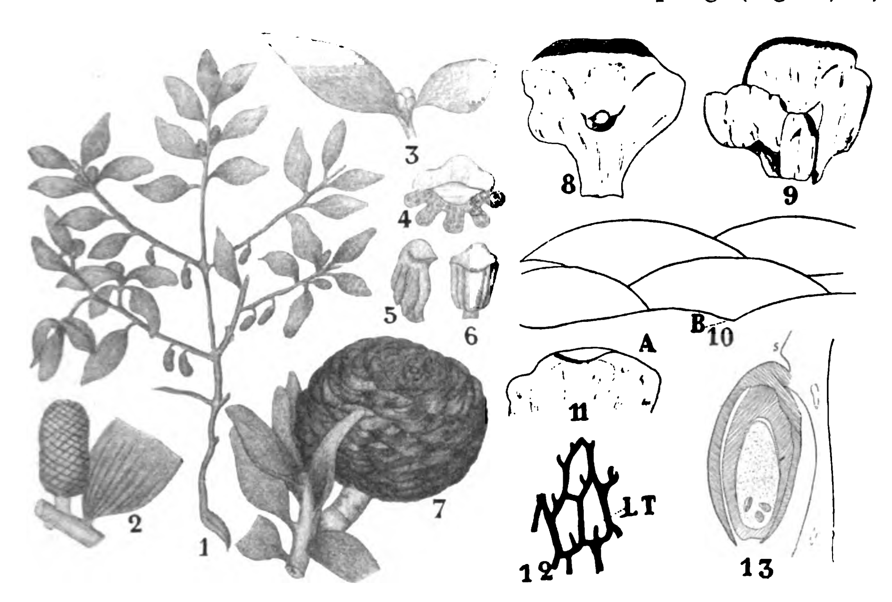


Fig. 11. **Agathis loranthifolia** (**Dammara alba**), 1 nach Rumphius, 2—7 nach Eichler, 8—13 nach Seward. 1 Habitus eines fruktifizierenden Zweiges. 2 Männliche Blüte. 3 Endknospe eines Zweiges; die runde Form der Knospe bietet das einfachste Unterscheidungsmerkmal von sterilen Exemplaren gewisser **Podocarpus**-Arten, welche **Agathis** oft bis zum Verwechseln ähnlich sehen, aber spitze Knospen haben. 4 Querschnitt eines Mikrosporophylls. 5 Ein Mikrosporophyll, von der Seite gesehen. 6 Ein solches von der Dorsalseite. 7 Frucht. 8 Samenschuppe von der Innenseite nach Entfernung des Samens, die kleine Chalazanarbe zeigend. 9 Samenschuppe mit Samen, dessen linker entwickelter Flügel weit über den Rand der Samenschuppe hervorragt. 10 Einige Samenschuppen, von der Außenseite des Kegels gesehen. 11 Eine Samenschuppe, von unten gesehen, den vorspringenden Kamm (A) zeigend, welcher in Fig. 10 bei B sichtbar ist. 12 Zeigt den Austritt des Samenschuppenbündels (LT) aus dem Gefäßbündelnetz der Achse. 13 Diagrammatische Skizze eines Längsschnittes durch den Samen und einen Teil der Samenschuppe.

Dieses Bündel bildet durch wiederholte Verzweigung eine Reihe von 12 oder mehr kollateralen Gefäßbündeln.

Schließlich dreht sich ein median gelegenes Bündel um seine Achse, bis es eine inverse Stellung oberhalb der Reihe von Gefäßbündeln eingenommen hat. Dieses obere Bündel gabelt sich dann in der Nähe der Basis des Ovulums und bildet eine obere Reihe mehrerer Bündel. Charakteristisch für die *Agathis*-Schuppe ist demnach, nach Seward:

1) Das Fehlen einer sogenannten Ligula. Zwar hat man die kleine Anschwellung hinter der Ovularbasis (Fig. 11, 13 S) mit der Ligula

von *Araucaria* verglichen, aber mit Unrecht; es fehlt eine jegliche Andeutung einer Doppelnatur der Schuppe.

2) Die Einzahl des Samens mit nur einem entwickelten Flügel und einer nur ganz kleinen Membran an der gegenüberliegenden Seite (Fig. 11, 9).

3) Ein späteres Abspalten der inversen Chalazabündel und ein dadurch längerer Verlauf der einfachen Bündelreihe wie bei *Araucaria*.

Ueber die

weibliche x-Generation von *Agathis*

ist nur wenig bekannt. Aus einer mir unzugänglichen Arbeit von GOROSCHANKIN in russischer Sprache zitiert ARNOLDI (Bull. de la Soc. impér. des Naturalistes de Moscou, 1900 [année 1899] p. 406): „Bei *Dammara* (*Agathis*) sind nach GOROSCHANKINS Angaben die Archegonien spiralig in dem ganzen Endosperm verteilt, und hier hat jedes Archegon für sich einen Trichter und eine Deckschicht."

Die große Zahl der Archegonien deutet also auch in der x-Generation auf eine primitive Stellung der Gattung.

Von der

männlichen x-Generation

handelt ein mir ebenfalls leider nicht zugänglicher Artikel: F. NICOLOSI-RONCATI, La polinuclearità nella microspora della Dammara robusta C. MOORE (N. P.), Bull. Orto bot. Univ. Napoli, II, 2, 1909, p. 201. Dem Titel läßt sich entnehmen, daß hier, wohl wie bei *Araucaria*, noch eine große Zahl von Prothalliumzellen gebildet wird, ein ebenfalls primitiver Charakterzug.

Schreiten wir jetzt zur Betrachtung des anderen *Araucarieen*-Genus, zu

Araucaria.

Die Verbreitung dieser Gattung ist mit Ausnahme zweier in Südamerika wachsender Arten: *A. brasiliensis* und *A. imbricata*, dieselbe wie die von *Agathis*, d. h. sie ist auf das südöstliche Asien und auf Australien beschränkt.

Von den südamerikanischen Arten wächst *Araucaria brasiliensis* am häufigsten in einer Höhe von 3000 Fuß in den Wäldern Südbrasiliens und erstreckt sich von 29° 30' S. B. in Rio Grande do Sul nördlich bis San Paolo, während eine Abart derselben, von PARLATORE als *Araucaria Sariana* beschrieben, noch in Bolivien vorkommt. Die sogenannte Chili-Pinie, *Araucaria imbricata*, bewohnt ein kleines Gebiet von nur 80 km Breite bei 250 km Länge in Chile, aber das Vorkommen fossiler Stämme deutet auf eine frühere Verbreitung der *Araucarien*-Wälder über die südlichen Abhänge der Andes hin.

Der Gattungsname *Araucaria* wurde zum ersten Male 1789 gebraucht durch Umtaufung von *Pinus araucana* MOLINA in *Araucaria imbricata*. Im Jahre 1807 schlug SALISBURY vor, das Genus *Araucaria* in die beiden Gattungen *Eutassa* und *Columbea* zu zerlegen, welcher Vorschlag 1847 von ENDLICHER dahin modifiziert wurde, daß er *Araucaria* in die beiden Subgenera *Colymbea* und *Eutacta* teilte.

Die Untergattung *Colymbea* umfaßt: *A. imbricata*, *A. brasiliensis* und *A. Bidwillii* und ist charakterisiert durch den Besitz flacher Blätter,

flügelloser Kegelschuppen, hypogäischer Keimung, den Besitz zweier (ausnahmsweise auch 1 oder 3) Kotyledonen, verhältnismäßig großer Kegel und wirtelig gestellter Mikrosporophylle.

Das Hypokotyl der Keimpflanze schwillt hier alsbald stark und nimmt die Form eines Rübchens an (Fig. 12, 1).

Die Stiele der beiden Kotyledonen verwachsen zu einer Röhre (B, Fig. 12, 1), welche in die Länge wächst und die Plumula einhüllt. Später wird diese Kotyledonarröhre dicht bei der Basis der Plumula von einem Korkring abgeschnitten und abgeworfen. Nach dem Abfallen der Kotyledonen kann die Keimpflanze eine Ruheperiode durchmachen, großer Trockenheit widerstehen und z. B. ohne Lebensgefahr nach Europa verschickt werden. Dort eingepflanzt, entwickelt die Pflanze sich weiter durch einfache Streckung der Plumula. Das angeschwollene, stark verholzte Hypokotyl befindet sich unter der Erde.

Fig. 12. Nach SEWARD. 1—3 Araucaria imbricata, der Sektion Colymbea angehörig. 1 Keimpflanze mit angeschwollenem Hypokotyl und mit der Plumula gerade aus den verwachsenen Kotyledonarstielen (B) hervorragend. 2 Austreibende Keimpflanze, bei C die Narbe der abgefallenen Kotyledonarröhre. 3 Etwas ältere Keimpflanze. 4—6 Eine Araucaria der Sektion Eutacta. 4, 5 Keimpflanzen mit unverdicktem Hypokotyl und 4 Kotyledonen. 6 Zweigstück, die Kleinheit der Blätter zeigend.

Die starke Verdickung des Hypokotyls beruht hauptsächlich auf einer Größenzunahme zur Bildung eines Nahrungsspeichers; in diesem Nährgewebe treten Harzkanäle in großer Menge auf. Im dicksten Teile des Hypokotyls wird das Xylem zerstückelt, und das Gefäßbündelnetz wird weiter, während in der Ebene des Austrittes der kotyledonären Bündel das primäre Wurzelxylem völlig schwindet und der Kotyledonarstiel mit dem Perizykelgewebe des Hypokotyls zusammenhängt. Umstehende Figuren (Fig. 13) mögen dies erläutern.

Die Untergattung *Eutacta* umfaßt: *Araucaria excelsa*, *A. Cookii*, *A. Cunninghamii*, *A. Balansae*, *A. Rulei* und *A. Muelleri*, Arten, bei welchen die Blätter der erwachsenen Pflanzen mehr nadelförmig und gekielt

sind (Fig. 12, 6), während die Kegel relativ klein sind und an ihren Schuppen dünne geflügelte Ränder haben. Die Mikrosporophylle sind, soweit bekannt, spiralig angeordnet, und das unverdickte Hypokotyl (Fig. 12, 4, 5) bietet nichts Besonderes, während die Zahl der Kotyledonen 4 beträgt.

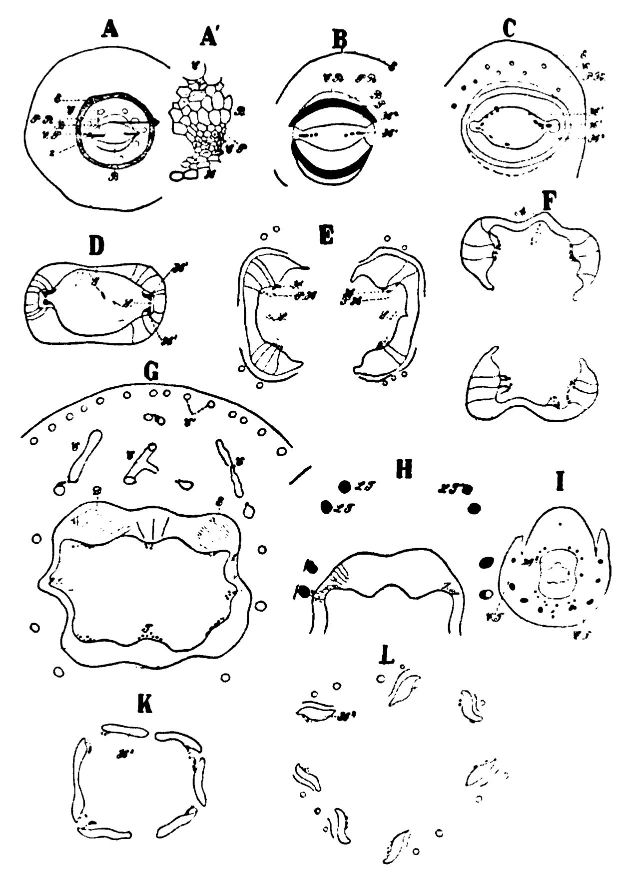


Fig. 13. Anatomie des Hypokotyls von Araucarien der Sektion Colymbea nach SEWARD, A Querschnitt einer 1 mm dicken diarchen Wurzel von A. imbricata, das Xylem in der Form zweier kurzer Platten (*X*) vorhanden, *CP* Verbindungsparenchym, *B* halbmondförmige Platten großer heller Zellen, zum Teil wohl primäres Phloem, *PR* Perizykel mit 10 Harzkanälen (*C*), *E* Endodermis, außerhalb derselben: die Rinde. A' Ein Stück des Schnittes A bei stärkerer Vergrößerung. In den folgenden Schnitten wird die Oberfläche von Kork gebildet, welcher schon frühzeitig in der Endodermis angelegt wird. B Schnitt in etwas größerer Höhe, einige Zellen der Areale *B* sind meristematisch geworden und haben zwei halbmondförmige Stücke sekundären Xylems (X^2) gebildet. Der übrig bleibende Teil *P* wird von Cambium und sekundärem Phloem eingenommen. Die primären Xylemplatten (*P* der Fig. A) sind jetzt in getrennte tracheale Bündel (X^1) zerlegt worden. *CR* zerdrückte Zellen der Areale *B* der Fig. A, *E* Endodermis. C Querschnitt einer 3 mm dicken Wurzel, die zwei ursprünglich getrennten halbmondförmigen sekundären Xylemstücke haben sich jetzt zu einem Ringe geschlossen. D Durch Teilung des primären Xylems X^1 tetrarch gewordene Wurzel, *S* Bildung von Spiraltracheiden. E, F Zerstückelung des sekundären Xylemringes im Hypokotyl. G Wiederschließung dieses Xylemringes im Hypokotyl. H Abtrennung der Kotyledonbündel (*LT*) vom Xylemring. I Querschnitt durch die Spitze des Hypokotyls mit den fusionierten Kotyledonarstielen *CT*, X^2 Xylemzylinder. K, L Querschnitte eines anderen Keimlings, der etwas weiter unten tetrarch war, als in Fig. 13 D, höher hinauf aber wieder einen geschlossenen Xylemring wie in Fig. G bildete.

Betrachten wir jetzt einmal den

Habitus der *Araucarien.*

Aeltere Bäume haben bis 200 Fuß hohe, nackte Stämme, welche eine kandelaberartige Krone mit horizontal abstehenden wirteligen Zweigen tragen, die in Büschel kleiner Zweige auslaufen. Sie sind diöcisch [1]).

In den Wirteln befinden sich 4—15 Zweige. Jüngere Bäume haben aber Zweige bis an den Boden.

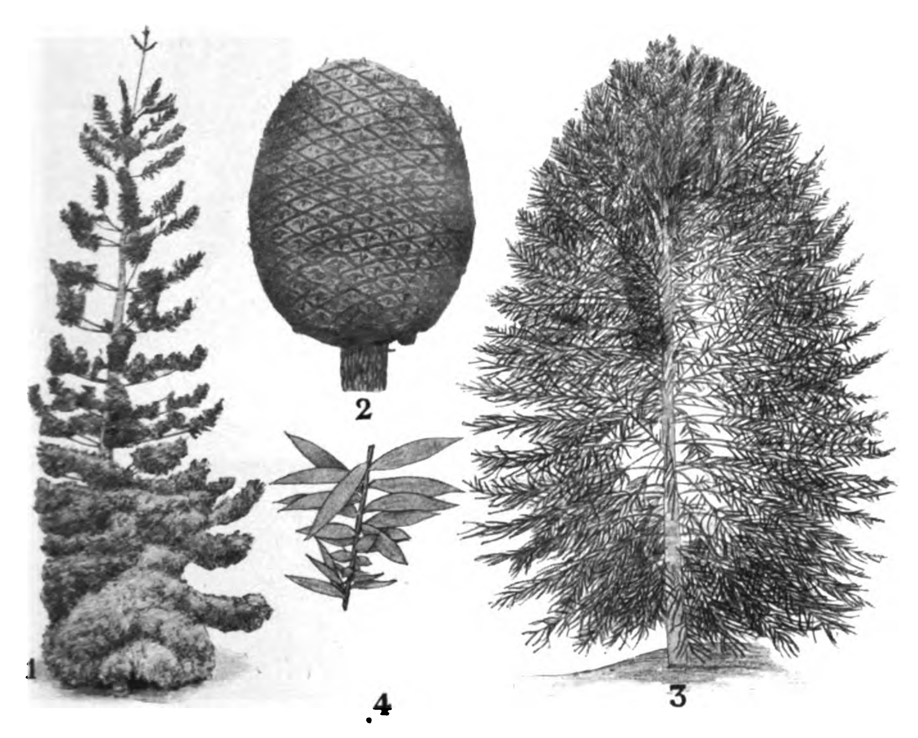


Fig. 14. 1 Araucaria Cunninghamii, nach einer von HALLIER aufgenommenen Photographie. 2 Frucht dieser Art, nach SEWARD. 3 Araucaria excelsa, nach einer Photographie von HALLIER. 4 Zweig von Araucaria Bidwillii, die persistierenden kleineren Knospenschutzblätter zeigend.

Die Knospen haben keine eigentlichen Knospenschuppen, es dienen nur kleinere Blätter zum Schutze des Vegetationspunktes, und diese sind öfters persistent, so daß sie z. B. an den Zweigen von *A. Bidwillii* in regelmäßigen Intervallen als kleine Laubblätter sichtbar sind (Fig. 14, 4).

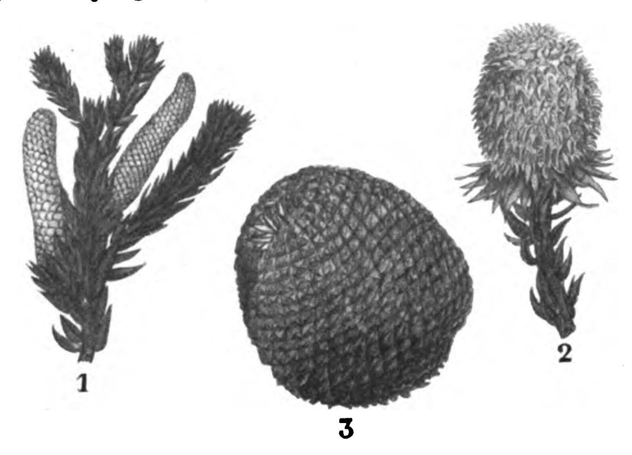
Die Bätter der fertilen und sterilen Zweige sind vielfach bei derselben Art verschieden in Form und Größe. Bei gewissen Arten bleiben die Blätter 10—15 Jahre am Baume.

Betrachten wir jetzt einmal die verschiedenen Organe:

1) Ausnahmsweise sind ♂ und ♀ Blüten auf demselben Baume angetroffen worden.

Der Stamm.

Im Verlaufe seiner Entwickelung unterliegt die Stammoberfläche Veränderungen, welche BALFOUR 1872 dazu veranlaßten, sie den Artenmachern in der Paläontologie als warnendes Beispiel vorzuhalten. Junge Stämme sind ganz mit den dicht aneinander schließenden Basen der noch vorhandenen Blätter bedeckt (Fig. 15, 4, 5) und erinnern an *Sigillarien*, noch jüngere gar an *Lepidodendron*, ältere hingegen haben



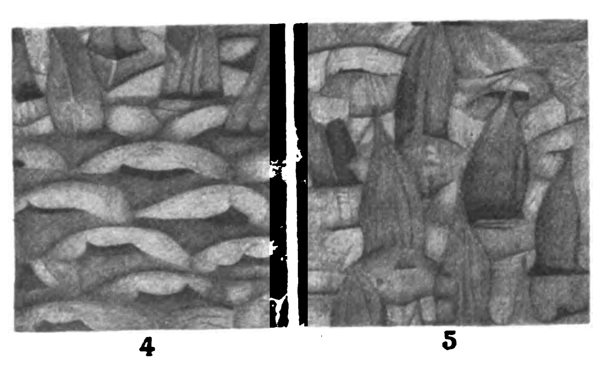


Fig. 15, 1—3. Araucaria brasiliana, nach EICHLER. 1 männliche, 2 weibliche Blüte, 3 Frucht. 4—5 Oberflächen von Stämmen verschiedenen Alters bei Araucaria imbricata, nach SEWARD. In der Fig. 4 sind mehrere Blätter entfernt, um die angeschwollenen, an die von gewissen Sigillarien erinnernden Blattbasen zu zeigen, die Blätter sind noch vollkommen frisch. In der Fig. 5 sind zwar einige Blätter abgefallen, die große Mehrzahl noch frisch, die Blattbasen aber schon etwas gerunzelt.

ein ganz anderes Aussehen, wie Fig. 16, 1—4 zeigt. Ursache ist das Abwerfen der Blattlamina, die tangentiale Verlängerung und schließliche Zerreißung der Blattbasen infolge des Dickenwachstums.

Im Vegetationspunkte des Stammes findet sich ebensowenig wie bei *Agathis* eine Scheitelzelle, das Aussehen des Stammscheitels mag Fig. 17, 1 zeigen. Das Mark ist weit, sogar in alten Stämmen, z. B. hatte ein Stamm von 20 cm Durchmesser ein von 1 bis über 2 cm dickes Mark; auch dies kann als ein primitives Merkmal betrachtet werden.

Das anfänglich lakunär-parenchymatische Mark bildet später zahlzeiche, unregelmäßig verzweigte Sklereiden. Interessant ist die große Breite des Cambiums (Fig. 17, 2), sowie das gelegentliche Vorkommen konzentrischer Bündel in der Rinde (Fig. 17, 4), von denen SEWARD sagt: „We prefer to regard this concentric strand as a leaf-trace of unusual structure rather than attribute to what is undoubtedly an exceptional occurrence any morphological significance.“ Auffallend ist der Umstand, daß das Blattbündel einen Strang von Extraphloemgewebe oder Pericykel mitnimmt, welcher halbmondförmig werden kann (PR Fig. 17, 6) und in jugendlichem Zustande, bevor seine Zellen faserig

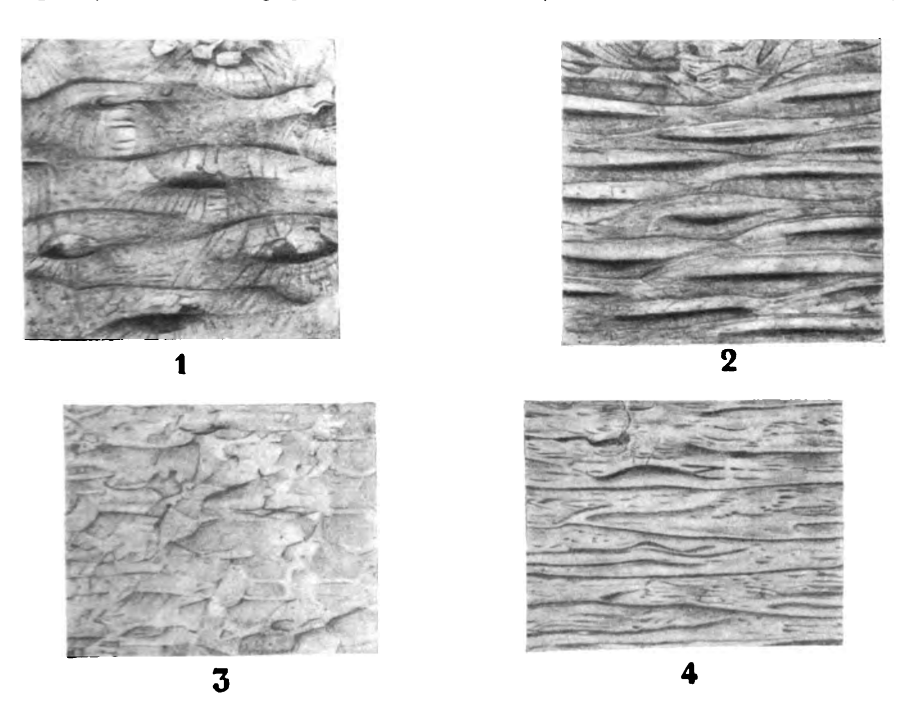


Fig. 16. Araucaria imbricata. Oberflächenansichten von Stämmen verschiedenen Alters, nach SEWARD. 1 Die Blattlaminae abgefallen, die Blattbasen etwas zerrissen. 2 Aelterer Teil, die tangential gestreckten Erhabenheiten sind die infolge des Dickenwachstums des Stammes ausgezogenen Blattbasen. 3 Aelteres Stadium, die Blattbasen unkenntlich geworden, die Rinde vielfach zersplittert. 4 Innenansicht der Rinde nach Entfernung einer Faserschicht, um die Austrittsstellen der Blattbündel zu zeigen.

geworden sind, stark an den Parichnos von *Lepidodendron* erinnert. Auch in der Rinde werden ausgiebig Sklereiden gebildet.

Die Struktur des alten Holzes haben wir schon bei der Besprechung von *Agathis* erwähnt, zu bemerken bleibt nur, daß die Blattbündel sich entsprechend dem Dickenwachstum des Stammes ad infinitum verlängern und also durch viele Jahrringe hindurch verfolgt werden können. Die Frage, was aus den Blattspuren beim Dickenwachstum wird, wird von den Lehrbüchern meistens übergangen. Sie wurde 1885 von MARKFELDT (Ueber das Verhalten der Blattspurstränge immergrüner Pflanzen beim Dickenwachstum des Stammes oder des Zweiges) in der Flora, S. 33, behandelt. Die Persistenz der Blattspuren bei diesen Pflanzen beruht

darauf, daß das Cambium die beim Dickenwachstum zerreißenden Teile der Blattspur wiederherstellt. Näheres darüber mag, außer bei MARKFELDT, bei A. TISON nachgelesen werden (Les traces foliaires des Conifères dans leur rapport avec l'épaississement de la tige, Mém. Soc. Linn. Normandie, T. XXI, 1903, p. 61).

THISELTON DYER macht 1901 in den Annals of Botany auf den Umstand aufmerksam, daß man diese Blattspuren schon mit bloßem Auge bei *Araucaria* sehen kann. Nicht alle ähnlichen Vorkommnisse sind aber auf Blattspuren zurückzuführen, nebenstehende Fig. 18, 1—3 auf S. 37 zeigen, wie leicht Verwechselung mit den Spuren der Kurztriebe bei *Pinus* vorkommen kann.

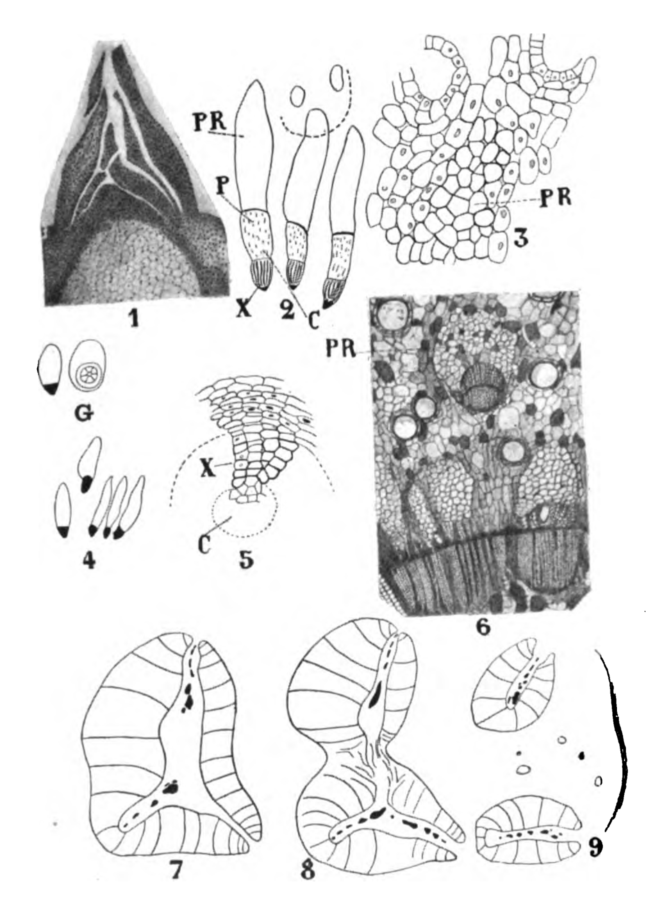


Fig. 17. Anatomie von Araucaria, nach SEWARD. 1 Vegetationspunkt von A. imbricata. 2 Die Gefäßbündel des jungen Stammes. X Xylem, C Cambium, P Phloem, PR Pericykel. 3 Stark vergrößerter Teil des Pericykels (PR) und der anliegenden Markstrahlen. 4 Teil des jungen Stammes von A. imbricata mit einem konzentrischen Gefäßbündel (G) in der Rinde. 5 Teil dieses Gefäßbündels stärker vergrößert. C dünnwandige Zellen, X Tracheidenring. 6 Blattbündel in der Rinde mit parichnosartigem Pericykel (PR). 7 Querschnitt einer Wurzelstele. 8, 9 Gabelung derselben.

Die Wurzeln

von *Araucaria* sind in keinem wichtigen Punkte von denen anderer *Coniferen* verschieden. Die interessanteste Eigentümlichkeit, die man bei *A. Bidwillii* beobachtet, wird durch Fig. 17, 7—9 illustriert. Fig. 17, 7 zeigt die Stele einer verhältnismäßig jungen Wurzel. Das Metaxylem besteht aus abgetrennten, von Verbindungsparenchym umgebenen Tracheidengruppen, und das Protoxylem ist durch zusammengedrückte, fast obliterierte Elemente an den drei Ecken der Stele vertreten. Das faszikuläre Xylem ist erst an einer Ecke gebildet. In etwas höherem Niveau (Fig. 17, 8) fängt die Durchschnürung der Stele an, und in Fig. 17, 9 ist die Bifurkation vollständig, noch etwas höher vereinigten

sich die Stelen aber wieder, und die Stele hatte ihr normales Aussehen wieder bekommen.

Die Blätter

sind, wie wir schon sahen, bei den beiden Sektionen verschieden; Bertrand hat 1874 versucht, auf die anatomische Struktur der Blätter ein Tableau synoptique des caractères anatomiques des espèces du genre *Araucaria* zu gründen. Seward zeigt aber, daß die Grundlage dieses Systems, die Lage der Harzkanäle, die Zahl der Nerven und die Zahl der Reihen, sowie die sonstige Verteilung der Stomata, auf zu variablen und inkonstanten Charakteren beruht, um Verwechselungen vorzubeugen.

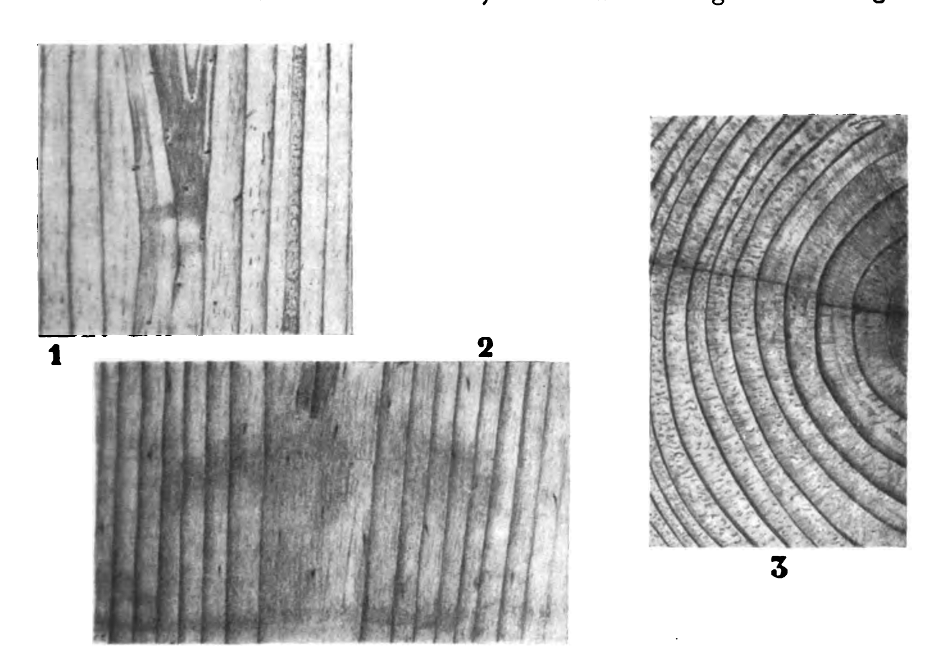


Fig. 18. Nach Thiselton Dyer. 1 Stück eines Brettes von Pinus silvestris, mehrere Stelen von Kurztrieben zeigend. 2 Dasselbe von Araucaria imbricata, mehrere Blattspuren zeigend. 3 Querschnitt von Pinus silvestris; der Schnitt ist durch eine Kurztriebspur gegangen, die im 4. Jahrgange erlischt.

Für jedes Blatt wird von der Stammstele ein Bündel abgegeben, das sich in der Rinde in 3 Zweige teilt, so daß jedes Blatt an seiner Basis 3 Gefäßbündel erhält, welche sich jedoch in der Lamina weiterverzweigen können.

Gehen wir jetzt zur Betrachtung der

Reproduktionsorgane

über. *Araucaria* ist in der Regel diöcisch. Die männlichen Blüten, welche einzeln oder zu mehreren zusammenstehen, können eine Länge von 25 cm erreichen, bei einer Breite von 3—4 cm; sie stehen bei der Sektion *Eutacta* terminal, axillär bei der Sektion *Colymbea.* Auffallend ist hier sowohl, wie bei den weiblichen Blüten der allmähliche Uebergang der Laubblätter in die Sporophylle.

Betrachten wir zunächst die

männlichen Blüten,

von denen THIBOUT diejenigen von *Araucaria Cookii* beschreibt. Sie sind zylindrische Strobili von 4—6 cm Länge bei etwa 1,5 cm Breite. Sie stehen am Ende junger lateraler, großblätteriger Zweige; die Abbildungen der Fig. 19 zeigen, daß die Strobili noch sehr zweigähnlich sind.

Meistens trägt bei *A. Cookii* jeder Zweig nur eine terminale Blüte, bisweilen kommt an ihrer Basis eine zweite vor, welche dann lateral steht. Die Blätter stehen am Tragzweige nach der Divergenz 3/8, oberwärts werden sie kleiner und gehen in Schuppen, die „bractées florales“ von THIBOUT, über, welche ihrerseits unmerklich in die Sporophylle übergehen; diese sind sehr zahlreich, fest aneinander gedrückt und stehen in der Mitte der Blüte nach der Divergenz 8/12. Das Sporophyll ist schildförmig und trägt 6—9 Sporangien in zwei übereinander gestellten Reihen an der unteren Hälfte des schildförmigen Teiles (Fig. 19, 2, 3), während der obere Teil als Schutzorgan dient. Bei *A. imbricata* fand SEWARD bis 19, bei *A. Rulei* 11 Sporangien. Diese letztere Art hat sehr große Blüten, welche eine Länge von 24 cm erreichen können. Die Sporophylle sind etwa 1 cm lang und haben ein lanzettliches distales Ende, welches nicht, wie bei *A. Cookii* und *A. imbricata,* scharf aufwärts gerichtet ist, sondern nur etwas schief auf dem Stiele steht.

Fig. 19, 1—3. Araucaria Cookii, nach THIBOUT. 1 Männliche Blüte. 2 Sporophyll, von der Seite, 3 von innen gesehen, die Anheftung der Sporangien zeigend. 4 Zweigstück von A. Cookii var. luxurians. 5 Zweigstück von A. Cookii (= A. intermedia VIELL). 6 Männliche Blüte von A. Cookii. 7 Zweigstück von A. montana. 8 Männliche Blüte von A. Muelleri, mit Laubblättern an der Basis. 9 Sporophyll desselben. 10 Männliche Blüte von A. excelsa.

Ein einziges kollaterales Gefäßbündel tritt in den Stiel des Sporophylls ein, gabelt sich dort und bildet bisweilen noch einen dritten, kleineren Strang.

Die beiden Bündel biegen sich etwas gegeneinander hin, so daß die beiden Xylemgruppen das Aeußere eines weit geöffneten V haben. Später bilden sie einen ziemlich großen Zweig senkrecht zum Stiele, der sich bald gabelt und, während beide Arme sich nach oben und außen ausbreiten, eine ganze Zahl kleiner Zweige bildet, die nach den Sporangien gehen (Fig. 20, 4). Auf dem tangentialen Längsschnitt (Fig. 20, 3) erscheint das sich gabelnde Bündel konzentrisch, besteht aber in der Tat aus 2 dicht aneinander liegenden kollateralen Bündeln.

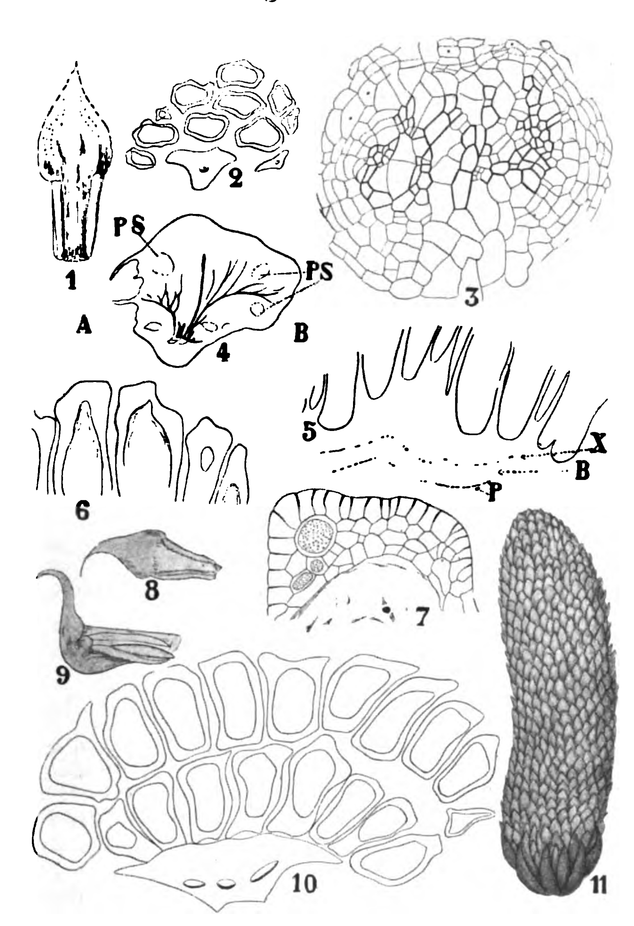


Fig. 20. Männliche Blüte von Araucaria Rulei (1—7 u. 11) und A. imbricata (8—10), nach SEWARD. 1 Sporophyll, von der Oberseite gesehen, mit einigen Reihen von Spaltöffnungen. 2 Querschnitt des Sporophylls, die 11 Sporangien zeigend. 3 Anscheinend konzentrisches Bündel des Sporophyllstieles bei anfangender Gabelung; in Wirklichkeit besteht es aus zwei aneinander liegenden kollateralen Bündeln. 4 Die Bündel in der Lamina des Sporophylls, PS die Anheftungsstellen der Mikrosporangien, AB Linie, in welcher der in Fig. 3 dargestellte Schnitt geführt ist. 5 Tangentialer Längsschnitt, in welchem die Basen mehrerer Mikrosporangien, in das Gewebe des Sporophylls eingebettet, sichtbar sind, B die kleinen, quer und schief getroffenen Gefäßbündel, X deren Xylem, P deren Phloemteile. 6 Die stumpfen Enden einiger Mikrosporoangien. 7 Struktur der Wand des Mikrosporangiums an der Spitze. 8, 9 Mikrosporophylle von A. imbricata. 10 Querschnitt eines solchen. 11 Männliche Blüte von A. Rulei.

Wie Fig. 20, 5 zeigt, dringen die Gefäßbündel nicht in die Sporangien ein, sondern enden etwas unterhalb von ihnen. In der Sporangiumwand liegen unterhalb der Epidermis sekretorische Zellen (Fig. 20, 7).

Die weiblichen Blüten

bilden in 2, bisweilen auch erst in 3 Jahren reifende, ovale oder kugelige Kegel, welche bis 20 cm Durchmesser erreichen können. Der allmähliche Uebergang zwischen den Laubblättern und den fertilen Schuppen ist zumal bei *A. imbricata* und bei *A. Rulei* deutlich; bei anderen Arten, z. B. bei *A. Cookei*, sind die Uebergangsgebilde weniger deutlich, da

sie von den nach unten geschlagenen, unteren Kegelschuppen verdeckt werden. Dies spricht also sehr für SEWARDS Auffassung, nach welcher die *Araucaria*-Kegel Blüten sind, die fertilen Schuppen einfache Sporophylle, was für die männlichen Schuppen allgemein angenommen wird.

Für alle Arten von *Araucaria* ist der Umstand charakteristisch, daß das Ovulum in das Gewebe des Sporophylls versenkt ist, und daß sich zwischen dem Anheftungspunkte (der Chalaza) des Ovulums und der Sporophyllspitze ein mehr oder weniger auffallender Auswuchs, die sogenannte Ligula, befindet, welche jedoch in Gegensatz zu der echten Ligula der Ligulaten kein Glossopodium besitzt und den sterilen Blättern völlig abgeht. Bei *A. Bidwillii* ist diese sogenannte Ligula sehr auffallend, bei anderen Arten aber zu einem sehr kleinen Fortsatz reduziert (Fig. 21).

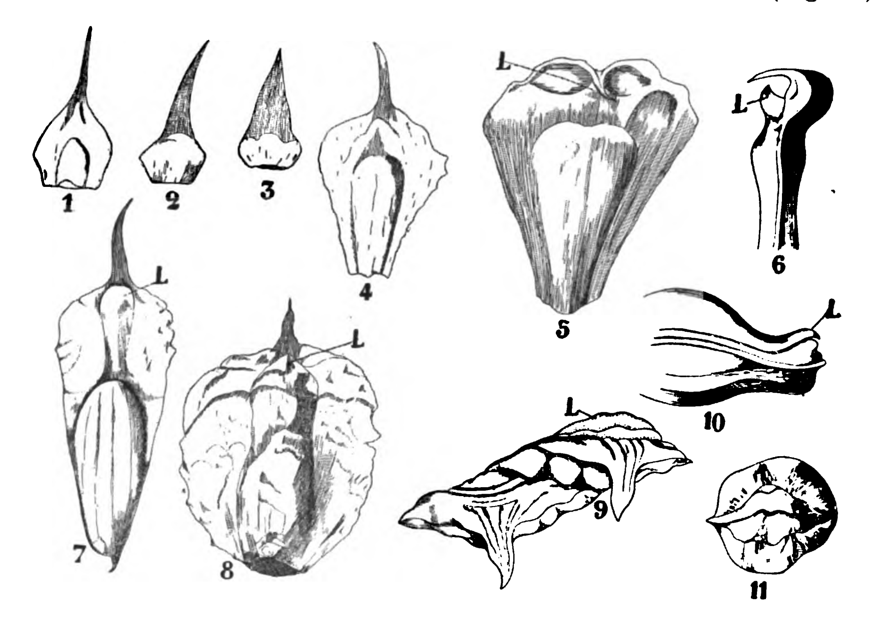


Fig. 21. Makrosporophylle von Araucaria, nach SEWARD, die Ligulae (L) zeigend. 1 Unteres Sporophyll der ♀ Blüte von A. Rulei, 2 obere Bractee, 3 folgende, dem Laubblatte fast gleiche Bractee. 4 A. Cookii. 5, 6 Arauc. excelsa. 7 A. imbricata. 8, 9 A. Bidwillii. 10, 11 A. brasiliensis. Sämtlich verschiedene Ansichten der Makrosporophylle.

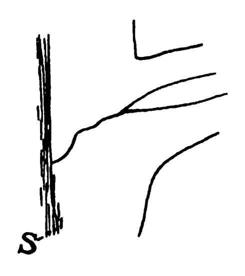
Die Schuppen der *Eutacta*-Sektion sind charakterisiert durch den Besitz dünner lateraler Flügel (Fig. 21, 4, 5) und durch die mehr auffallende Ligula (L), während jene der Sektion *Colymbea*, *A. imbricata* z. B. (Fig. 21, 7), schmaler und tiefer sind und eine breitere, stumpfendende, bloß an der Spitze freie, viel weniger auffallende Ligula haben. Auch in der *Colymbea*-Sektion kommen aber, wie *A. Bidwillii* (Fig. 21, 8) zeigt, Formen mit breiten Flügeln vor.

Die Figg. 21, 1, 2, 3 zeigen den allmählichen Uebergang der Makrosporophylle zu den Laubblättern bei *A. Rulei*. In jeder Hinsicht ist dieser Uebergang ein ganz allmählicher.

Nach Entfernung der Sporophylle zeigt die dicke Kegelachse spiralig gestellte, dichtgedrängte, rhomboide Einsenkungen, aus deren jeder ein einziges Gefäßbündel in die Basis des Blattes eintritt; bevor es diese

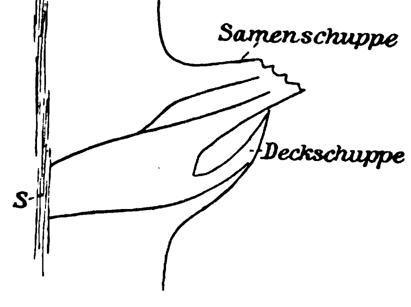
aber erreicht hat, spaltet es einen Strang ab, der sich um 180° dreht. Ein etwas weiter oben geführter Schnitt zeigt ein Bild mit 5 niedriger und 3 höher gelegenen, ebenfalls meistens kollateralen Bündeln, welche jedoch bei *A. imbricata* konzentrisch sind. SEWARD will darin aber keine Verwandtschaft mit den *Cycadeen* erblicken, denn „the concentric structure is too frequently met with in cases where the normal structure of the majority of bundles is collateral to be considered as a feature of phylogenetic significance".

Abgesehen von späteren Verzweigungen kann also nebenstehendes Schema, in dem S die Achsenstele darstellt (nach einem von Frln. DE BRUYN bei *A. excelsa* gemachten Schnitte), den Sachverhalt bei *Araucaria* darstellen. Das heißt also: Die Stele der Achse gibt ein einziges für das Sporophyll bestimmtes Bündel ab, welches sich erst später gabelt. Die Schuppe ist demnach ein einfaches Organ, ein Sporophyll, nicht ein Verwachsungsprodukt einer Deckschuppe mit einer Samenschuppe, wie es die *Pinus*-Schuppe ist, und wie mancher auch bei *Araucaria* konstruieren will, denn bei *Pinus* verlassen zwei Bündel die Achse, von denen eines in die Deckschuppe, eines in die Samenschuppe eintritt; bekanntlich verwachsen hier später Deckschuppe und Samenschuppe zu einem äußerlich scheinbar einfachen Organ, dessen Doppelnatur aber durch die beiden in verschiedener Höhe aus der Achsenstele entspringenden Gefäßbündel verraten wird, während die Schuppe von *Araucaria* nur ein Gefäßbündel erhält.



Araucaria.

Leider aber gibt es in dieser Hinsicht bei *Araucaria* eine Ausnahme. WORSDELL hat nämlich bei *A. Bidwillii* nachgewiesen, daß die beiden Bündel, welche sich in der Sporophyllbasis befinden, in verschiedener Höhe der Stele der Achse entspringen, und schließt daraus, daß die Schuppe von *A. Bidwillii* ein Doppelorgan ist, entstanden aus der Verwachsung einer Samenschuppe mit einer Deckschuppe. Er sagt:



Pinus Strobus, nach Frln. DE BRUYN.

„In this plant the bundles of the bract and seminiferous scale arise quite independently from the central cylinder of the cone-axis, and at a wide vertical distance apart."

Zwar findet auch SEWARD bei *A. Bidwillii* die von WORSDELL angegebene Gefäßbündelverteilung, er verwirft aber dessen Erklärung. Er sagt:

„So far as we are aware, the separate origin of the bundles is peculiar to this species, but in view of the stoutness of the scale we see no fatal objection to the suggestion, that, in the course of evolution, bundles which were formerly united at their point of exit from the axis, afterwards pursued a separate course to the vascular tissue of the central cylinder."

In der Tat scheint der Umstand, daß bei nur einer Art der Gattung *Araucaria* diese getrennte Abzweigung der Bündel von der Stele statt-

findet, vielmehr für die SEWARDsche als für die WORSDELLsche Auffassung zu sprechen.

Die Auffassung der *Araucaria*-Schuppe als ein einfaches Sporophyll stellt die *Araucarieen* natürlich auf eine niedrigere Entwickelungsstufe, als wenn die Schuppe aus der Verwachsung einer Samenschuppe mit einer Deckschuppe entstanden wäre. Ließe sich also z. B. nachweisen, daß die *Pineae* geologisch älter als die *Araucarieae* wären, so würde dadurch die WORSDELLsche Auffassung unterstützt werden; könnte hingegen gezeigt werden, daß die *Araucarieae* die ältesten *Coniferen* wären, so wäre das in völliger Uebereinstimmung mit unserer Auffassung, nach welcher die Schuppe des *Araucaria*-Kegels ein einfaches Sporophyll, der Kegel selber eine Blüte ist. Sehen wir also einmal zu, was über

fossile *Araucarieae*

bekannt ist.

SEWARD betont, daß paläozoische Hölzer von *Araucaria*-Charakter noch nicht beweisen, daß damals schon *Araucariaceen* gelebt haben, da man solche Hölzer nicht mit Sicherheit von *Cordaites* unterscheiden kann. Die größere Zahl der Hoftüpfel auf den radialen Wänden bei *Cordaites,* worauf PENHALLOW und GOTHAN großes Gewicht legen, ist nach SEWARD kein sicheres Unterscheidungsmerkmal. Hingegen meint er, daß mesozoische Hölzer mit *Araucaria*-artiger Struktur in der Tat als *Araucarieen* betrachtet werden dürfen, eine Meinung, welche jedoch von ZEILLER, wie wir sehen werden, nicht geteilt wird. Bezüglich anderer Reste aus dem Paläozoikum ist es zweifelhaft, ob *Walchia* zu den *Araucariceen* gehört hat, meiner Ansicht nach ist es sogar sehr zweifelhaft. SEWARD sagt aber: „We agree with ZEILLER as to the probability of a real affinity between *Walchia* and the genus *Araucaria.*“ Das würde den *Araucarieen* allerdings einen sehr alten Ursprung geben, denn *Walchia* kommt schon im oberen Karbon und im Perm vor.

Schizodendron (Tylodendron) ist wahrscheinlich der Markabguß von *Walchia. Gomphostrobus* ist ein zweifelhafter Rest. *Araucarites Oldhami* ZEILLER, aus dem indischen Lower Gondwana-rocks, gehört nach SEWARD zu jener Art von Fossilien, welche nicht mit Sicherheit identifiziert werden können.

Aus der Trias ist *Albertia* sehr zweifelhafter Verwandtschaft, so auch *Voltzia* und ebenfalls *Ulmannia.*

Aus den rhätischen Schichten sind *Brachyphyllum* (siehe aber weiter unten sub *Agathis*) und *Palissya* zweifelhaft, auch *Araucarites carolinensis* und *Araucarioxylon Zeilleri* sind durchaus nicht sichergestellt.

In dem Jura ist *Pagiophyllum* weit verbreitet, und wenn auch nicht bewiesen ist, daß es zu den *Araucarieen* gehört, so wird es nach SEWARD doch „in all probability correctly referred to that division of the *Gymnosperms*“. *Araucarioxylon Lindlei* ist ein gutes Beispiel eines *Araucaria*-Holzes aus dem Lias. Das „Whitby jet“, der Gagat, ist zum größten Teil aus dem Holze von *Araucarien* gebildet. SEWARD schließt: „We have no hesitation in stating that Araucarian plants were well presented in the European Liassic vegetation.“ Es soll aber nicht vergessen werden, daß diese Meinung SEWARDS nur auf der Holzstruktur damaliger Bäume beruht, welcher SEWARD hier vertraut, da seiner Anschauung nach *Cordaites* damals schon ausgestorben war. Diese Meinung wird aber von ZEILLER nicht geteilt. Dieser sagt nämlich in Progressus

Rei Botanicae, II, p. 211: „Il ressort de la que les *Cordaitées* étaient encore représentées dans la flore jurassique", und LIGNIER hat denn auch in der Lias das Vorkommen von *Artisia,* die Markabgüsse von *Cordaites,* neben Holz von *Cordaites*-Struktur gefunden.

Erst im unteren Oolith (ebenfalls dem Jura angehörig) werden Kegel mit einsamigen Schuppen angetroffen, welche nach SEWARD ohne weiteres zu *Araucaria* gebracht werden können, z. B. *Araucarites sphaerocarpus, ooliticus, Brodei.*

Aus der Kreide sind nach SEWARD ebenfalls sichere *Araucaria*-Reste bekannt, ebenso aus der Trias; da damals aber die verschiedenen Gruppen der *Coniferales* schon existierten, hilft uns dies nichts zur Bestimmung des relativen Alters der *Araucarien,* und wir können daraus nicht entnehmen, ob diese oder die *Abietineae* älter sind. So ist z. B. der von NATHORST aus dem oberen Jura von Spitzbergen beschriebene *Pinites* nach ZEILLER zweifellos eine *Abietinee.*

JEFFREY wagt sogar den Ausspruch (Mem. Bost. Soc. of Nat. History, Vol. VI, 1, p. 33): „The *Abietineae* must be regarded on comparative anatomical and morphological grounds as a very ancient order of the *Coniferales,* and may even be the oldest living representatives of the group", ja er sagt sogar in den Annals of Botany, 1908, p. 219: „The *Abietineae* are the oldest living family of the *Coniferales.*"

Hingegen sagt SEWARD: „We believe that further research will strengthen the view, that palaeontological records point to the *Araucarieae* as superior in antiquity and relative importance to the *Abietineae*", und „The present distribution of *Araucarieae* as compared with that of the *Abietineae* appears to us indicative of the greater antiquity of the former, and this suggestion is consistent with palaeobotanical data."

Als weiterer zweifelhafter Rest kann noch genannt werden *Pseudaraucaria* FLICHE, eine Form mit zwei eingesenkten Samen aus der Kreide, welche von ZEILLER zu den *Araucarieen* gebracht wird, mir aber, da sie Samenschuppen und Deckschuppen hat, eher von *Abietineen*-Verwandtschaft zu sein scheint.

In bezug auf *Agathis* sagt SEWARD: „our knowledge of the geological history of *Agathis* is practically nil." HOLLICK und JEFFREY betrachten aber *Brachyphyllum* trotz ihrer 3 Samen pro Schuppe als eine *Protodammara.*

Mir scheint, daß aus dem Vorstehenden klar hervorgeht, daß es zurzeit nicht möglich ist, festzustellen, ob die *Araucarieae* oder die *Abietineae* geologisch älter sind. So hilft uns die Paläontologie nichts, um die Frage zu entscheiden, ob der ♀ Kegel der *Araucarieae* eine Blüte oder eine Infloreszenz ist. Da wir immer wieder auf diese Frage zurückkommen, sei hier auseinandergesetzt, weshalb die

Frage nach der Blüten- oder Infloreszenznatur der *Coniferen*-Kegel

von Wichtigkeit ist. Sie ist es in Verbindung mit der Frage nach dem Ursprung der *Angiospermen.*

Man hat doch allgemein die Blüte der *Angiospermen* als eine echte Blüte, d. h. also als einen Strobilus aufgefaßt. Gesetzt also den Fall, es ließe sich nachweisen, daß die Kegel der *Coniferen* samt und sonders Infloreszenzen seien, so wäre es wohl ausgeschlossen, die *Angiospermen* an die *Coniferen* anzuschließen, und dies würde sehr für die

Meinung derjenigen sprechen, welche der Ansicht sind, die *Angiospermen* ließen sich am besten mittels der *Polycarpicae* (z. B. *Magnolia*) an den *Cycadeen*-Stamm, etwa in der Nähe von *Bennettites* mit seinen bisporangiaten Strobilis anschließen. Gäbe es aber, wie wir meinen, unter den *Coniferen* Gruppen mit Reproduktionsorganen von der Natur einer Blüte, so wäre wenigstens nachzuspüren, ob sich diese *Polycarpicae* nicht ebensogut an diese *Florales* unter den *Coniferen* anschließen ließen. Dafür würde ja der Umstand sprechen, daß gewisse *Polycarpicae,* z. B. *Drimys Winteri, Coniferen*-artiges Holz besitzen und daß gerade in den Tropen, also unter solchen Verhältnissen, wohl denen am nächsten, unter denen die *Angiospermen* entstanden sind, wohl florale *Coniferen (Agathis, Araucaria, Podocarpus),* nicht aber, von Einwanderungen aus temperierten Gegenden abgesehen, infloreszentiale *Coniferen* vorhanden sind.

So bliebe dann, wenn wir die *Angiospermen* besprechen werden, nur zu erörtern übrig, ob sie von *Bennettites*-artigen Ahnen oder von floralen *Coniferen* herzuleiten sind, wenn nicht in letzterer Zeit v. WETTSTEIN die Auffassung vertreten hätte, die Blüte der *Angiospermen* sei nicht eine Blüte, sondern eine Infloreszenz. Diese, wie er selbst zugibt, völlig hypothetische Annahme, welche wir später erörtern werden, führt ihn dazu, nicht die *Polycarpicae,* sondern die *Monochlamydeen* als die ursprünglichsten Angiospermen aufzufassen und zwar die *Verticillaten, Fagales, Myricales, Juglandales* und *Salicales,* welche entweder in den Tropen gar nicht oder nur ausnahmsweise und zwar im Gebirge vorkommen und die meines Erachtens als an boreale Bedingungen angepaßte Gruppen betrachtet werden müssen. Auch deshalb ist es meiner Anschauung nach schwer, sie als ursprüngliche Gruppe anzusehen.

Wie man sieht, bestehen also fundamental verschiedene Anschauungen über die Frage, welche *Angiospermen* die primitivsten sind, und je nach dem Standpunkt, den man da einnimmt, wird natürlich der Anschluß der *Angiospermen* an anderer Stelle versucht werden, darüber aber später.

Kehren wir nach dieser Abschweifung, die ja nötig war, um die Wichtigkeit der Frage nach der morphologischen Natur der *Coniferen*-Kegel klarzustellen, zu den *Araucarieen* zurück und betrachten wir zunächst die

Ovula von *Araucaria.*

Die *Araucarien* haben umgewendete, in das Gewebe der Schuppen versenkte Ovula, welche dadurch einen Teil ihrer Individualität eingebüßt haben. Nach WORSDELLS Meinung hat diese Umwendung des Ovulums stattgefunden, als das ursprünglich orthotrope, auf der dorsalen Seite der Schuppe inserierte Ovulum durch interkalares Wachstum unterhalb desselben zur Erleichterung der Bestäubung umgedreht wurde. Als dies geschah, wurde es zu gleicher Zeit vom Schuppengewebe eingehüllt und mit Ausnahme der äußeren Spitze des Integuments in die Region der Mikropyle ganz eingeschlossen. So wurde das Gewebe des Integuments ganz mit dem Gewebe der Schuppe verschmolzen. Dennoch kann die Grenze des Integuments leicht bestimmt werden. Das Integument besteht nämlich aus zwei dicken Schichten, einem inneren weißen und einem äußeren gelben Gewebe, welches aus unregelmäßigen verlängerten, spitzen Zellen besteht, die wie ein Hyphengeflecht verwebt und mit langgezogenen Kernen versehen sind. Diese gelbe Schicht (B Fig. 22, 1) ist von den Geweben der Schuppe durch eine einzige Schicht tangential verlängerter, tanninhaltiger Zellen (T Fig. 22, 1) getrennt.

Der Nucellus ist fast ganz vom Integument frei (Fig. 22, 2) und fällt aus Querschnitten der Schuppen leicht heraus.

Der Nucellus ist zu einer langen Spitze ausgezogen, welche über die Mikropyle hervorragt und sich etwas nach oben umbiegt zum Auffangen des Pollens (Fig. 22, 2). Diese Spitze besteht aus gedrehten, verlängerten Zellen, die denen vieler Stigmata der *Angiospermen* ähnlich sind.

Ueber die

Prothallien

ist bis jetzt nur wenig bekannt. Das beste Material erhielt SEWARD an *Araucaria imbricata*. Der Längsschnitt der Schuppe (Fig. 22, 2) zeigt die lange schmale Form des geschrumpften Prothalliums und der Makrospore in einem jungen Ovulum; später nimmt die Makrospore einen großen Teil des Nucellus ein, und von letzterem bleibt nur eine zum Teil desorganisierte, apikale Kappe übrig, in welcher bisweilen Pollenreste nachgewiesen werden können. Das Prothallium wird schließlich etwa 1 cm lang, ist an der Spitze breit und abgerundet und verschmälert sich allmählich nach der Chalaza hin; die äußere Schicht desselben ist palisadenartig.

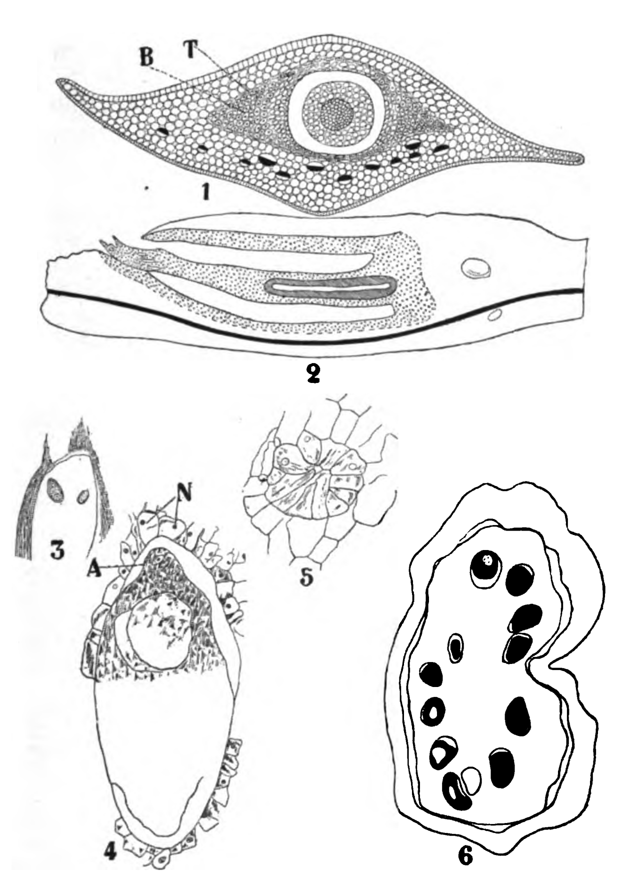


Fig. 22. 1 Araucaria Cookii, nach WORSDELL. Querschnitt der Schuppe mit dem eingeschlossenen Ovulum. B das äußere Gewebe des Integuments, T Grenze des Schuppengewebes. Im Innern der Nucellus mit dem Endosperm. 2—6 Araucaria imbricata, nach SEWARD. 2 Längsschnitt der Schuppe und des Ovulums[1]). 3 Längsschnitt des oberen Teiles der Makrospore mit zwei Archegonien im Prothallium. 4 Längsschnitt des Archegons, A Bauchkanalkern, N Halszellen. 5 Querschnitt durch die Halszellen des Archegons. 6 Querschnitt durch den oberen Teil des Prothalliums, die tiefe Lage der zahlreichen Archegonien zeigend.

Die Archegonien sind auf den oberen Teil des Prothalliums beschränkt und durch ihre tiefe Lage (Fig. 22, 6) charakterisiert. Ihre Zahl ist groß, und wenn auch bisweilen ein Archegon die Oberfläche des Prothalliums erreicht, so ist doch meistens der Hals mehrere Zellenschichten tief im

1) Etwas schematisiert.

Prothallium vergraben. Pollenkammern fehlen, meistens ist sogar keinerlei Vertiefung über den Archegonien vorhanden.

Araucaria ist also in der Beschränkung der Archegonien auf den oberen Teil des Prothalliums etwas weiter differenziert als *Agathis,* bei der die etwa 60 vorhandenen Archegonien über das ganze Prothallium verteilt sind.

Charakteristisch sowohl für *Araucaria,* wie für *Agathis* ist die große Zahl der Halszellen; so fand SEWARD bei *A. imbricata* 1 (selten) bis 2 (normal) Etagen zu je 12 Zellen (Fig. 22, 4, 5).

Im Archegon ist wenigstens ein Bauchkanalkern (Fig. 22, 4) vorhanden, der Zustand des Materials ließ nicht zu zu sagen, ob sich auch

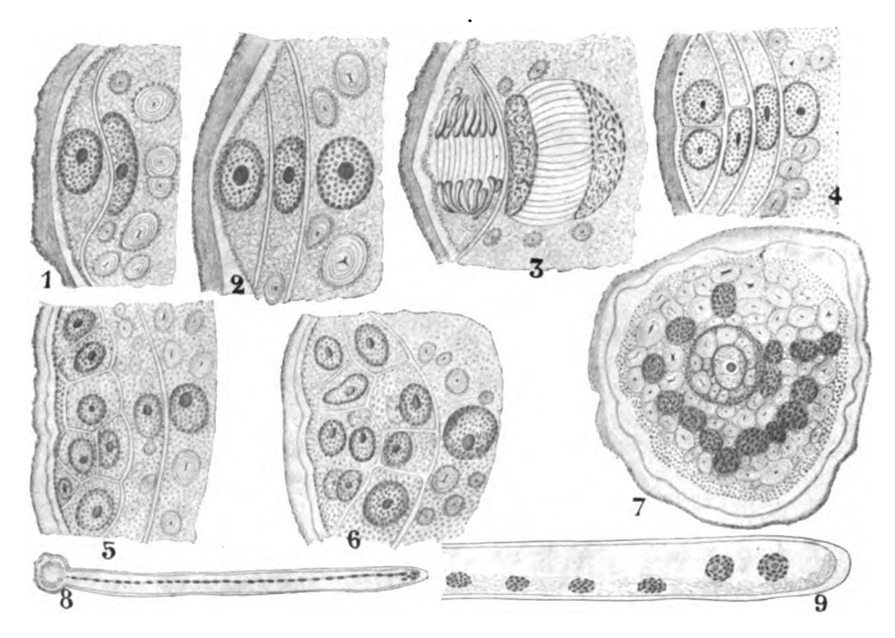


Fig. 23. **Araucaria Bidwillii**, nach LOPRIORE. Keimung des Pollens, nach LOPRIORE. 1—6 Nachfolgende Teilungen im Pollenkorn. 7 Querschnitt durch ein fertiges, mit Stärke vollgepfropftes Pollenkorn; in der Mitte die generative Zelle. 8 Gekeimtes Pollenkorn mit reihenförmig gelagerten Kernen. 9 Spitze eines Pollenkornes mit 2 terminalen Spermakernen (?).

eine Scheidewand bildet, also eine Bauchkanalzelle gebildet wird; ich wenigstens halte dies für wahrscheinlich.

Die Wand der Makrospore verdient noch Erwähnung. Bei allen *Coniferen,* mit Ausnahme der *Taxaceae* und *Araucarieae,* besteht nach THOMSON (R. B. 1905, The megaspore-membrane of the Gymnosperms. Univ. of Toronto Biol. Series, No. 4, 64 pp., 5 pls.) die Makrosporenwand aus zwei Schichten, von denen die äußere verkorkt, die innere nur an der Außenseite verkorkt ist, im Innern aber aus Cellulose, mit Pektinsubstanz verbunden, besteht. Den *Araucarien* fehlt die Außenschicht (Exospor), während bei den *Taxaceen* die Makrosporenwand fast ganz verschwunden ist. Von dem Gedanken ausgehend, daß die Makrosporen ursprünglich abgeworfen wurden und ihr Inhalt dann Schutz brauchte,

je länger sie aber an der Pflanze sitzen blieben, sie desto stärker in ihren schützenden Sporenhäuten reduziert sein werden, meint THOMSON, daß die *Abietineen* mit ihren verkorktwandigen Makrosporen die ältesten sind, daß dann die *Araucarien* folgen und die *Taxineen* die jüngsten sind.

Dagegen läßt sich aber anführen, daß die Reduktion der Makrosporenwand wohl korrelativ mit anderen Schutzmitteln verbunden sein wird, und daß gerade diese beiden Gruppen, die *Araucarieae* durch die Versenkung ihrer Ovula in das Sporophyll, die *Taxineae* durch die Verholzung ihres Integuments und die Arillarbildung besonderen Schutz der Makrospore bieten.

Mir scheint *Araucaria* sowohl ihrem ganzen Bau nach, wie durch die große Zahl der Archegonien und die ausgiebige Prothalliumbildung in der Mikrospore älter als die *Abietineen* zu sein.

Die männliche x-Generation.

Der *Araucaria*-Pollen entbehrt der Luftsäcke, ist kugelig oder selten tetraedrisch. Bei *Araucaria Bidwillii* (G. LOPRIORE, 1905, Ueber die Vielkernigkeit der Pollenkörner von *Araucaria Bidwillii*, Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.) sind Exine und Intine deutlich sichtbar. Der Pollen ist mit Stärke vollgepfropft, was die Beobachtung sehr erschwert.

Die Teilungen im keimenden Pollenkorn sind von LOPRIORE untersucht, die Sache ist aber meines Erachtens noch keineswegs sichergestellt. Das Pollenkorn ist zunächst einkernig, wird jedoch bald durch Teilung des Kernes zweikernig, das Pollenkorn zweizellig, indem eine kleine wandständige und eine große Zelle gebildet wird (Fig. 23, 1). Dann können zwei Fälle eintreten. Es kann sich nämlich bloß der Kern der großen Zelle teilen, so daß sich eine zweite, auf der ersten liegende, wandständige Zelle bildet (Fig. 23, 2), oder auch die wandständige Zelle teilt sich, und dann stehen die Achsen der beiden Spindeln senkrecht aufeinander (Fig. 23, 3). Im ersten Falle haben wir also dies (Fig. A):

Fig. A.

; im zweiten Falle dies (Fig. B):

Fig. B.

LOPRIORE sagt dann weiter: „Von den zentralen Kernen teilt sich gewöhnlich der mittlere nochmals in paralleler Richtung zu der vorigen Teilungswand, während der andere in den Ruhezustand übergeht und kugelige Gestalt annimmt (Fig. 23, 4). Seiner Anschauung nach ist die Figur also so entstanden (Fig. C):

Fig. C.

. Mir kommt es wahrscheinlicher vor, daß sie folgendermaßen zu erklären ist (Fig. D):

Fig. D.

wobei 3 und 4 durch Teilung des Kernes von 3 hervorgegangen sind.

In den beiden wandständigen Zellen, in 1 und 2 also, treten nun weitere Teilungen auf (Fig. 23, 5, 6), bis etwa 15 Zellen entstanden sind, dann lösen sich die Membranen dieses Zellkomplexes, und die Kerne liegen frei im Plasma. Später zeichnen sich zwei Kerne durch ihre besondere Größe aus; diese sind nach LOPRIORE die zwei zentralen Kerne, welche er für vegetative hält, während nach seiner Ansicht die wandständige Zellengruppe aus generativen, Spermakerne liefernden Zellen besteht. Von diesen zentralen, nach ihm vegetativen Kernen sagt er aber: „Der eine

von ihnen wird später von einer Hülle von Stärkekörnern umsäumt (Fig. 23, 7), der andere entbehrt dieser.“ Dieser „von einer Hülle von Stärkekörnern umsäumte Kern“ der Fig. 23, 7 hat nun vollkommen das Aeußere einer Körperzelle und ist wohl sicher ein generativer Kern.

Ich kann mich denn auch der Deutung LOPRIORES gar nicht anschließen, betrachte im Gegenteil den wandständigen Zellkomplex als ein Prothallium, und von den zentralen Kernen der Fig. 23, 3 (oder vielleicht eines späteren Stadiums) den einen als den Kern der generativen Zelle, den anderen als den Schlauchkern; die generative Zelle wird dann später Stielzelle und Körperzelle und letztere Spermazellen oder Spermakerne liefern; die hierzu nötigen Teilungen sind noch nicht untersucht, ihre Eruierung wäre für *Araucaria* sehr wichtig. Die Keimungsstadien der Fig. 23, 8, 9 sind künstlich in Nährlösung erhalten. Für obige Auffassung spricht auch der Umstand, daß THOMSON [R. B. 1905, Preliminary note on the Araucarineae, Science, N. S. Vol. XXII, p. 85[1])] bei *Agathis* 30—40 Prothalliumzellen im Pollenkorn beschreibt. In diesem Aufsatz teilt THOMSON auch etwas über die Keimung der Pollenkörner in der Natur mit; er fand nämlich, daß die Pollenkörner von *Agathis* nie die Mikropyle erreichten, sondern auf dem distalen Ende der Samenschuppe liegen bleiben und von dort ihre Pollenschläuche in die Mikropyle hineinsenden. In einem mir leider ebenfalls unzugänglichen Artikel THOMSONS (The Araucarieae — A. Protosiphonogamic method of fertilisation, Science, N. S. Vol. XXV, p. 271—272) gibt er nähere Mitteilungen über die Befruchtung, woraus nach einer Aeußerung NORÈNS zu folgen scheint, daß zwischen den Schuppen bei *Araucaria* eine Flüssigkeit sich findet, in welcher der Pollen keimt. NORÈN sagt nämlich: „Bei *Saxegothea* fanden sich zahlreiche keimende Pollenkörner auf der ‚Narbe‘ (Nucellusspitze)“. Bisweilen konnte ich solche auch im Kanal zwischen den Karpiden, in einiger Entfernung von der Narbe, finden. Sie hatten dann sehr lange Schläuche ausgesandt, die zwischen den Karpiden nach „der Narbe“ hinabgewachsen waren, vielleicht durch eine den Kanal ausfüllende Keimflüssigkeit genährt. Dieser Umstand erinnert ja lebhaft an die bei den *Araucarieen* vorkommende, von THOMSON (1907) beschriebene „protosiphonogame“ Befruchtungsmethode.

Ueber die

Embryobildung

ist nur noch sehr wenig bekannt. Offenbar wird nach dem, was SEWARD feststellen konnte, der gewöhnliche *Coniferen*-Typus befolgt, d. h. der Zygotenkern teilt sich in eine Anzahl von Kernen, welche sich schließlich in 3 Etagen anordnen und sich dann mit Zellwänden umgeben. Dieses Stadium heißt der Proembryo. Die 3 Etagen von Zellen lassen sich dann als obere (o), mittlere (m) und untere (u) unterscheiden. Die Zygote ist inzwischen auf dem Boden des Archegons angelangt, die untere Etage liegt also dem Endosperm auf. Die obere Etage, deren Zellen nach oben hin offen sind, saugt das Plasma des Archegons aus und dient zur ersten Ernährung des Embryos; sie heißt Rosettenetage, die mittlere, die Suspensoretage, verlängert sich stark und drückt die untere Etage, aus welcher der eigentliche Embryo besteht, in das Endosperm hinein. Dieser Vorgang ist

o
m
u

1) Mir nicht zugänglich.

bei *Araucaria* durch eine wurzelhaubenartige, schleimige Umhüllung der Embryoetage erleichtert (Fig. 24, 3); auch *Cephalotaxus* und *Sciadopitys* besitzen eine solche Hülle.

Folgende Figuren zeigen wohl zur Genüge, daß auch *Araucaria* diesem Typus folgt.

Der Embryo nimmt schließlich fast die ganze Länge des Endosperms ein (Fig. 24, 11) und hat 2 Kotyledonen, von denen der eine oft etwas kürzer ist als der andere.

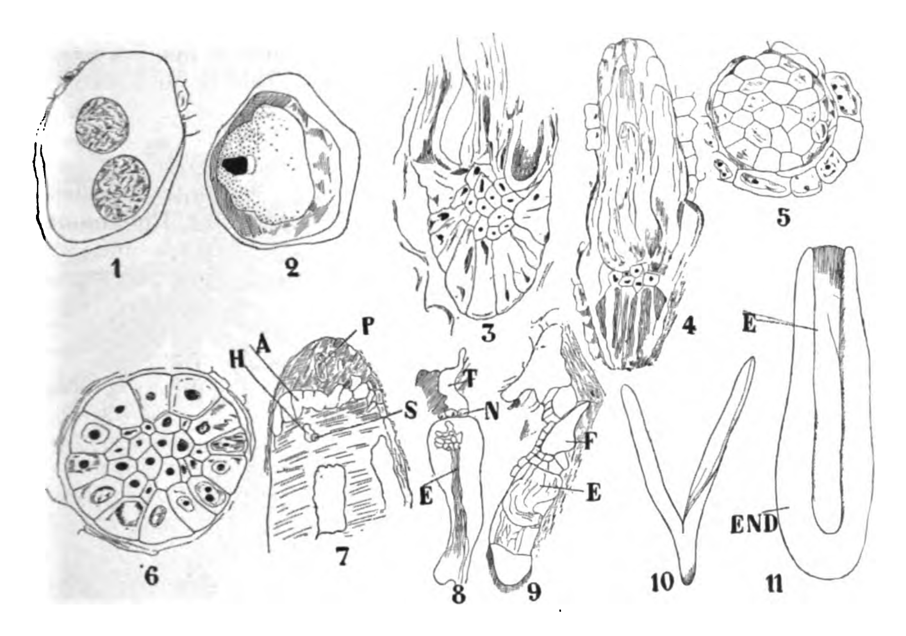


Fig. 24. **Araucaria imbricata**, nach SEWARD. 1 Eizelle mit 2 Kernen, von denen der eine vielleicht ♂, der andere ♀ ist. 2 Vermutliche Fusion von Spermakern und Eikern. 3 Längsschnitt des Proembryos; unten die „Haube", die zentralen kleinen Zellen bilden den eigentlichen Embryo, oben die unteren Teile der Suspensoren. 4 Dasselbe, die Haubenzellen degenerierend. 5 Querschnitt der Suspensoren. 6 Querschnitt des Embryos, die periphere großzellige Schicht ist die „Haube". 7 Längsschnitt der Nucellusspitze, P Embryo in abnormer Weise in das Nucellusgewebe eingedrungen, A offener Raum zwischen Nucellus und Endosperm, vielleicht dem „supra-archegonial gap" vergleichbar, den OLIVER bei gewissen fossilen Gymnospermensamen fand, S Suspensor eines anderen Embryos, seitlich von der Höhlung (H), welche früher von der Eizelle eingenommen wurde. 8, 9 Teile zweier Embryonen (E), N Halszellen, T, F Pollenschlauchspitzen. 10 Embryo aus dem Endosperm herauspräpariert, 11 noch im Endosperm (END) eingeschlossen.

Bevor wir die *Araucarieae* verlassen, soll noch ein Genus erwähnt werden, das bisweilen zu den *Araucarieen* gestellt wird, meiner Meinung nach allerdings vielleicht in deren Nähe gehört, aber kaum ihnen einverleibt werden kann; es ist dies

Cunninghamia.

BEISSNER stellt die Gattung zu den *Araucarieen*, EICHLER in ENGLER und PRANTL aber zu den *Taxodiineae*. Sie unterscheidet sich von *Araucaria*, der sie habituell ähnlich sieht, sofort durch den Besitz

dreier umgewendeter Samen pro Schuppe. An und für sich ist das natürlich kein Hindernis, sie mit den *Araucarieen* in Verbindung zu bringen, denn die vielen Mikrosporangien von *Araucaria* legen den Gedanken nahe, daß die Einsamigkeit der Schuppen durch Reduktion entstanden ist. Die hier *Cunninghamia* angewiesene Stelle im System ist aber, da wir weder die Holzanatomie, noch die X-Generationen, ja nicht einmal die Entwickelung der Blüten kennen, selbstverständlich eine ganz unsichere.

Wir müssen uns damit begnügen, hier eine Abbildung und die nach BEISSNER gegebene Genusdiagnose zu geben. Blüten einhäusig, männliche Köpfchen und weibliche Blüten an den Spitzen der Zweige, oft 2—3; sie erscheinen zuerst endständig, kommen jedoch bald durch das

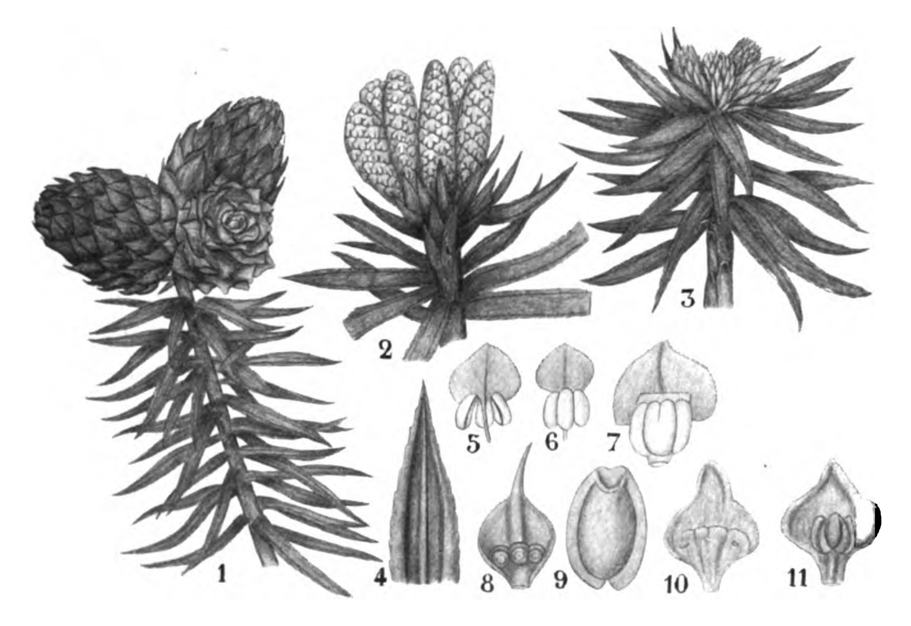


Fig. 25. **Cunninghamia, nach BEISSNER. 1 Fruchtzweig. 2 Zweig mit ♂ Blüten. 3 Zweig mit ♀ Blüten. 4 Blattspitze. 5, 6 Mikrosporophylle. 7, 8, 10, 11 Makrosporophylle. 9 Samen.**

auswachsende Zweiglein seitlich heraus. Männliche zu mehreren an den Spitzen der Zweige kopfförmig, je eine an der Basis von einer Bractee umschlossen, durch mehrere äußere, taube, vielreihige, dachziegelige Bracteen, die die Hülle der Köpfchen bildet, umgeben. ♂ Blüte locker zylindrisch, die Mikrosporophylle fast spiralig-vielreihig, mit einem dünnen Stiele, durch das Anhängsel des schuppenförmigen Endlappens eirund, kaum oder nicht schildförmig, einwärts gekrümmt, Fächer 2—4 an der Basis des Anhängsels nach unten zweilappig. ♀ Blüte fast kugelig, die Schuppen einfach, vielseitig, spiralig-dachziegelig, sehr breit, eirund, stachelspitzig, an der Basis kurz zusammengezogen. Samenschuppe dünn, fest angewachsen, unterhalb der Mitte der Schuppe wenig verdickt. Eichen an der Basis der fruchtbaren Schuppen 3, umgewendet, mit einigen äußeren tauben und kleineren Eichen. Zapfen nach der Blüte vergrößert, im übrigen wenig verändert, mit locker dachziegeligen,

wenig erhärteten, am Rande dünnen, an der Spitze oft sparrig abstehenden, bleibenden Schuppen. Samen umgewendet, länglich, mit krustenartiger, härtlicher Schale, von einem schmalen Flügel umgeben. Kotyledonen 2.

Wie wir sehen, spricht auch die Zahl der Kotyledonen für den hier versuchten Anschluß.

Es sind 2 Arten bekannt:

Die sehr *Araucaria*-ähnliche *Cunninghamia sinenis* R. Br. aus China, welche so wie *Agathis* ihre Zweige abwirft, und infolgedessen auch ähnliche große runde Narben auf dem Stamme hat, und *C. Konishii* Hayata aus Formosa.

Dritte Vorlesung.

Die Podocarpineae.

Das einfachste Genus dieser Gruppe ist zweifellos

Saxegothea.

Die Gattung ist in der letzten Zeit durch die Untersuchungen von W. O. NORÈN (1908, Zur Kenntnis der Entwickelung von *Saxegothaea conspicua* LINDL., Svensk. Bot. Tidskr., Bd. II, p. 101—122, pl. 7—9), von W. STILES (1908, The anatomy of *Saxegothaea conspicua* LINDL. New Phyologist, Vol. VII, p. 209—222) und von R. B. THOMSON (1909, The megasporophyll of *Saxegothaea* and *Microcachrys*, Bot. Gaz., Vol. XLVII, p. 345—353, pl. 22—25) besser bekannt geworden.

Die Gattung *Saxegothea*, welche nur eine Art: *S. conspicua* LINDL. enthält, kommt in den feuchten Wäldern an den hohen Bergabhängen der chilenischen Anden vor, wo sie 1849 von WILLIAM LOBB, einem der Sammler der englischen Züchter Messires VEITCH, entdeckt und nach Europa geschickt wurde. Später wurde sie von DUSÈN auch im westlichen Patagonien gefunden. Dieses isolierte Vorkommen deutet schon auf ein Relikt einer früheren Flora, und die einfache Struktur von Holz und Markstrahlen, sowie die einfachen Sporophylle und die vielen *Coniferen* verschiedener Gruppen gemeinsame Blattstruktur deuten alle auf Primitivität.

In ihrem Vaterlande erinnert die Pflanze an einen *Taxus*; sie wird dort 20—30 Fuß hoch. In Europa läßt sie sich nicht leicht kultivieren und bleibt meistens strauchartig.

Miss STILES erhielt ihr Material von zwei schönen Exemplaren aus dem Garten von Mr. H. M. IMBERT-TERRY zu Strete Ralegh in Exeter, der „possesses two of the few trees of any considerable size in Great-Britain". NORÈN entnahm sein Material einem im Gewächshause des Botanischen Gartens zu Upsala kultivierten Baume, der im Frühling 1906 ziemlich reichlich blühte; woher THOMSON sein Material bekommen hatte, ist mir unbekannt.

Das allgemeine Vorkommen eines fruktifizierenden Zweiges von *Saxegothea* zeigt Fig. 26, 1.

Die Makrostrobili stehen terminal (Fig. 26, 1, 2), die Mikrostrobili meistens in den Achseln der Laubblätter lateral, bisweilen, aber selten, auch wohl terminal (Fig. 26, 3). Im jungen Zustande ist der Makrostrobilus von Deckschuppen eingehüllt, später hat er einen kurzen, die Deckschuppen tragenden Stiel, der sich schließlich nicht unbedeutend verlängert (Fig. 27, 1, 2), wodurch die Deckschuppen gelockert werden.

Die Sporophylle, Deckschuppen und Laubblätter sind spiralig gestellt und durch allmähliche Uebergangsbildungen verbunden, so daß die Deckschuppen nach oben in die Sporophylle, nach unten in die Laubblätter übergehen.

Betrachten wir nach dieser vorläufigen Orientierung die verschiedenen Organe.

Der Stamm

hat ein zentrales, aus ziemlich dickwandigen, locker zusammengefügten Zellen bestehendes Mark und einen Kreis kollateraler Gefäßbündel wie bei allen *Coniferen*, aus denen durch die übliche Cambiumbildung das sekundäre Holz und die Rinde hervorgehen. In der Rinde finden wir gerade außerhalb des Phloems einen Ring von Harzkanälen des gewöhnlichen Typus, von denen offenbar je ein Kanal mit einem primären Gefaßbündel korrespondiert.



Fig. 26. Saxegothea conspicua, nach THOMSON. 1 Fruktifizierender Zweig mit hauptsächlich männlichen Blüten. 2 Zweig mit Makrostrobilus an der Spitze und lateralen Mikrostrobilis. 3 Zweig mit nur Mikrostrobilis. 4 Makrostrobilus. 5 Längsschnitt eines Makrostrobilus, links unten ein Sporophyll, das abnormermerweise ein Ovulum auf der unteren Seite trägt.

Die Tracheiden des sekundären Xylems sind klein und haben einreihige Tüpfel (Fig. 27, 4), meistens noch in ununterbrochenen Reihen wie bei *Araucaria* und *Cordaites*, und sind auch dadurch noch *Araucaria*-artig, daß sie horizontal abgeflacht sind, ja es kann sogar vorkommen (Fig. 27, 4 links), daß eine geringe Neigung zu Zweireihigkeit, wie bei so vielen *Araucarien* üblich, sich noch verrät; weiter fehlen dem Holze von *Saxegothea* wie dem der *Araucarien* die Harzkanäle.

Auf dem Querschnitte des Stammes erscheinen die Markstrahlen nur eine Zellreihe breit, während Längsschnitte zeigen, daß sie, wenigstens in jungen Stämmen, selten mehr als 3 Zellen hoch sind.

Das Blatt

bietet anatomisch nichts Besonderes, es gehört einem bei *Coniferen* recht häufigen Typus an, nach BERTRAND ist es einem *Podocarpus*-Blatte am

ähnlichsten, hat jedoch weniger Transfusionsgewebe in der Nähe des einzigen Gefäßbündels, was auch hier, wie gewöhnlich, nach der Spitze des Blattes hin zunimmt. Das einzige Gefäßbündel wird von einem an dessen Außenseite gelegenen Harzkanale begleitet.

Die Mikrostrobili

sind rötlich-braun und etwa 7—8 cm lang, entweder gestielt oder sitzend stehen sie in den Achseln der Laubblätter, bilden also zusammen meistens eine Traube (Racemus).

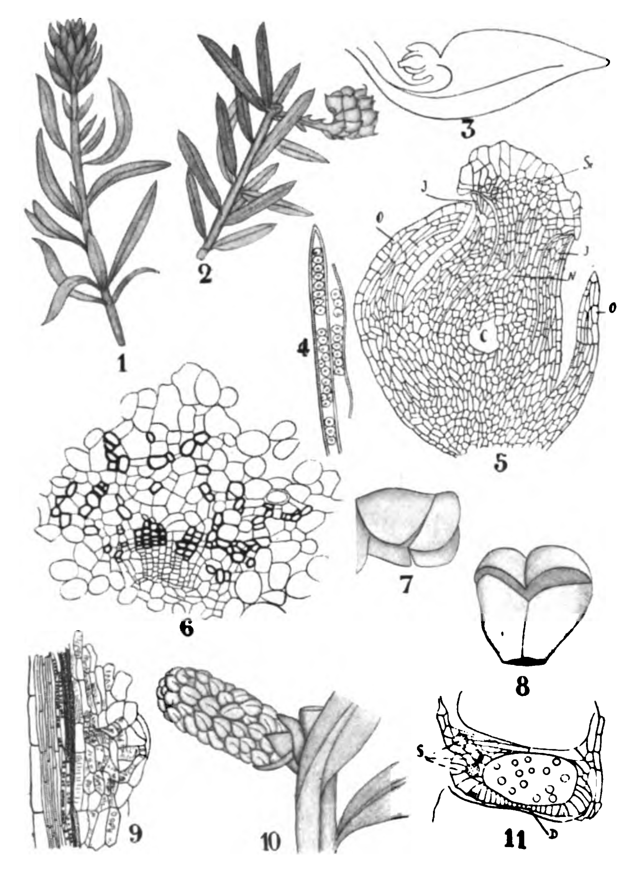


Fig. 27. 1 Weibliche Blüte, nach Miss STILES. 2 Fruchtzweig, nach Miss STILES. 3 Diagramm, den Verlauf der Gefäßbündel im Makrosporophyll auf dem medianen Längsschnitt zeigend, nach Miss STILES. 4 Tracheiden im Stamm, auf dem Tangentialschnitt eine gewisse Aehnlichkeit mit der Araucaria-Tüpfelung zeigend, nach Miss STILES. 5 Medianer Längsschnitt des Ovulums, nach Miss STILES. O äußeres Integument, J inneres Integument, N Nucellus, St Nucellusspitze, C Zentrale Höhlung. 6 Querschnitt des Gefäßbündels in der Nähe der Spitze des Makrosporophylls, nach Miss STILES. 7—8 Aufspringendes Mikrosporophyll, nach THIBOUT. 7 Vorderansicht, 8 von unten gesehen. 9 Längsschnitt des Gefäßbündels in der Nähe der Spitze des Makrosporophylls, nach Miss STILES. 10 Männliche Blüte, nach THIBOUT. 11 Nichtmedianer Längsschnitt durch ein Mikrosporophyll, nach Miss STILES. D Oeffnungsstelle, S Zellen mit tieffärbbarem Inhalt zwischen Außenwand und Tapetum.

Die gewöhnliche Zahl in einer Blattachsel ist eine Blüte, bisweilen sah aber THIBOUT deren 2 oder 3. In dem Materiale von Miss STILES waren gegabelte Mikrostrobili nicht selten. Der Baum ist monöcisch, aber einige der Zweige tragen vorwiegend männliche, andere weibliche Zapfen.

Die Mikrosporophylle sind spiralig gestellt. Jedes Sporophyll besteht aus einem Stielchen, welches ein kleines Gefäßbündel enthält, und endet in eine ziemlich stumpfe Spitze, ist aber beiderseits flügelartig verbreitet und trägt an seiner Unterseite die beiden Mikrosporangien, je eines an jeder Seite der Mediane (Fig. 27, 10, nicht aufgesprungen, Fig. 27, 8, aufgesprungen).

Der Mikrostrobilus wird an seiner Basis eingehüllt von einem involucrum-artigen Ringe spitzer Schuppen, deren jede, wie die Laubblätter, ein Gefäßbündel und einen Harzkanal enthält.

Die Achse des Mikrostrobilus zeigt einen Ring kleiner kollateraler Gefäßbündel, deren am meisten nach innen gelegene Elemente vielfach vom übrigen Xylem getrennt sind. Es mag dies wohl als ein Rest zentripetalen Xylems betrachtet werden und ist dann ein weiteres Beispiel des von SOLMS nach Untersuchung der *Cycadeen* aufgestellten Satzes, daß die fruktifikativen Sprosse vielfach auf einer ursprünglicheren Stufe stehen geblieben sind als die vegetativen. Die Achsenbündel geben durch tangentiale Gabelung ein kleines Gefäßbündel an jedes Sporophyll ab; dieses besteht vorwiegend aus Phloem, im Sporophyllstiele sind nur 1 oder 2, höchstens 3 Tracheiden vorhanden. Das Sporophyllbündel hat an seiner Phloemseite (Außen- oder Unterseite) einen Harzkanal wie bei den Laubblättern. Die Wandung des Pollensackes ist aus drei (bisweilen auch vier) Zellschichten zusammengesetzt, von denen die äußerste die eigentliche Sporangienwand bildet und aus hohen, radial gestellten Zellen besteht, kurz dasselbe Aussehen hat wie bei den meisten *Coniferen* (Fig. 28, 1). Die Zellen der inneren Schichten sind mehr tangential gestreckt und äußerst inhaltsarm. Das Ganze erinnert recht sehr an die Sporangienwandung von *Podocarpus*, wie sie COKER (1902, Fig. 11, Taf. V) abbildet, abgesehen davon, daß in dieser letzteren Wandung wenigstens noch eine Zellschicht vorzukommen scheint.

Der Pollenwand zunächst folgt die aus dem Archespor hervorgehende Tapete. Sie besteht aus nur einer Zellschicht. Zur Zeit der Tetradenteilungen im Archespor sind ihre Zellen meistens zweikernig, wie es auch bei *Podocarpus* und vielen anderen *Coniferen* der Fall ist. Anfangs sehr plasmareich, beginnen die Tapetenzellen nach der Tetradenteilung zu degenerieren, und zur Zeit der Pollination ist von ihnen kaum eine Spur wahrzunehmen. Obenstehende Beschreibung der Sporangienwand ist wörtlich NORÈN entnommen.

Miss STILES sagt, daß die Wand des reifen Sporangiums, außer an der Außenseite, bloß eine Zellschicht dick ist und dem gleichen Organ bei *Araucaria Rulei* sehr ähnlich sieht, ja daß sogar gewisse Zellen mit tieffärbbarem Inhalt (Fig. 27, 11) stark an die großen sekretorischen Zellen erinnern, welche in ähnlicher Lagerung bei *Araucaria Rulei* angetroffen werden.

Die Sporangien springen transversal an ihrer Unterseite auf (Fig. 27, 8), Fig. 27, 11 zeigt bei D dieses Stoma im Längsschnitt. Nachdem die Mikrosporangien aufgesprungen sind, schlägt sich das Vorderstück zurück, so daß es dann scheint, als endete das Sporophyll in einem großen zurückgeschlagenen Lappen.

Der Mikrostrobilus und die Sporangien gleichen also sowohl denen der *Podocarpeen* wie denen der *Araucarieen*, der Pollen jedoch viel mehr dem der *Araucarieen*, indem ihm ebenso wie diesen die bei den *Podocarpeen* sonst vorkommenden Pollensäcke abgehen.

Die Keimung des Pollens

wurde von NORÈN beschrieben. Zunächst werden hintereinander 2 wandständige Prothalliumzellen abgeschnitten (Fig. 28, 6), dann folgt eine generative Zelle (Fig. 28, 7a), welche sich der zuletzt gebildeten Prothalliumzelle auflegt (Fig. 28 p^2).

Dann weicht der Schlauchkern zurück, und eine oder beide Prothalliumzellen teilen sich der Quere nach. Die letzte Teilung im Pollenkorn erfolgt nun dadurch, daß sich auch der Kern der Antheridienzelle teilt (Fig. 28, 9). NORÈN sagt: „Den Teilungsvorgang habe ich nicht beobachtet, aber mehrere Umstände deuten darauf hin, daß sich derselbe ähnlich wie bei *Dacrydium* und *Podocarpus*, also in transversaler Richtung abspielt."

Diese letzterwähnte Teilung muß wohl unbedingt als homolog der bei allen *Coniferen* eintretenden Teilung der generativen Zelle in Körper- und Stielzelle resp. -kern angesehen werden. Etwas rätselhaft scheinen

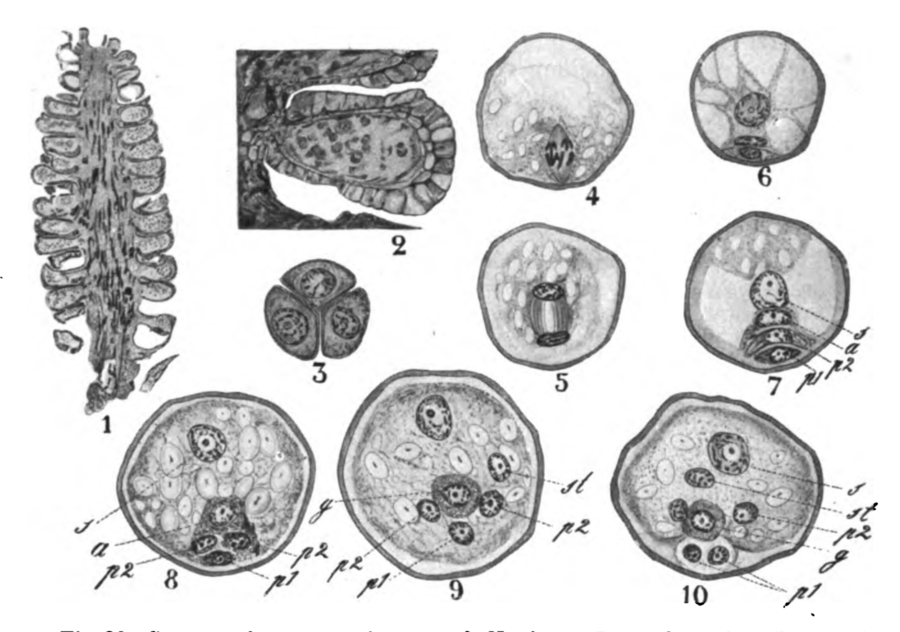


Fig. 28. Saxegothea conspicua, nach NORÈN. 1 Längsschnitt des Mikrostrobilus, kurze Zeit vor der Pollenentlassung. 2 Längsschnitt eines Mikrosporangiums mit Pollentetraden, Reste des Tapetums noch vorhanden, unten das vorgebildete Stoma. 3 Pollentetrade. 4 Erste Teilung des Pollenkernes. 5 Tochterkerne gebildet. 6 Kurz nach der zweiten Teilung, die zweite Prothalliumzelle gebildet. 7 Die generative Zelle (a) gebildet. 8 Die zweite Prothalliumzelle (p²) hat sich geteilt, der Schlauchkern (s) ist nach der gegenüberliegenden Seite des Pollenkorns gewandert. 9 Der Kern der generativen Zelle hat sich in Stielkern (st) und Körperkern (g) geteilt. Die Kerne aus der gemeinsamen Plasmahülle ausgetreten. Die generative Zelle ist durch ihre Plasmahülle leicht unterscheidbar. 10 Auch die erste Prothalliumzelle hat sich geteilt, dasselbe Stadium wie in der vorigen Figur.

daher die von JEFFREY und CHRYSLER beschriebenen und abgebildeten „two lateral derivatives of the generativ cell", die bei *Podocarpus ferruginea* und *P. dacrydioides* auftreten sollen und die nach den genannten Verfassern „an abnormality, which appears to have been described in no other Gymnosperms" repräsentieren. Ihre Entstehung haben die Verfasser nicht beobachtet. Die Sache scheint noch weiterer Untersuchung zu bedürfen.

Schließlich rundet sich die Körperzelle ab und wird frei, die Kerne der übrigen Zellen treten aus der gemeinsamen Plasmaanhäufung heraus, um alsdann im Pollenkorn zerstreut zu liegen, vielleicht mit Ausnahme der ersten Prothalliumzelle oder deren Derivate, die meistens ihren Platz zu behalten scheinen.

Das Pollenkorn enthält also, wenn es reif ist, 3—4 Prothalliumzellen, die Körperzelle, den Stielkern und den Schlauchkern (Fig. 28, 9, 10).

Bei der Auskeimung des Pollenschlauches treten die freien Kerne, alle oder einige, sowie die Körperzelle in denselben über. Die Kerne liegen im Pollenschlauch reihenweise in einen dünnen Plasmastrang eingebettet, eine Anordnung, die an das Bild erinnert, das uns LOPRIORE von dem entsprechenden Vorgang bei *Araucaria* gibt.

„In dem einzigen Falle, wo es mir [NORÈN] gelang, einen älteren Pollenschlauch zu beobachten, lagen an der Spitze desselben zwei Kerne und eine Zelle, die vermutlich die Körperzelle, den Schlauchkern und den Stielkern repräsentierten."

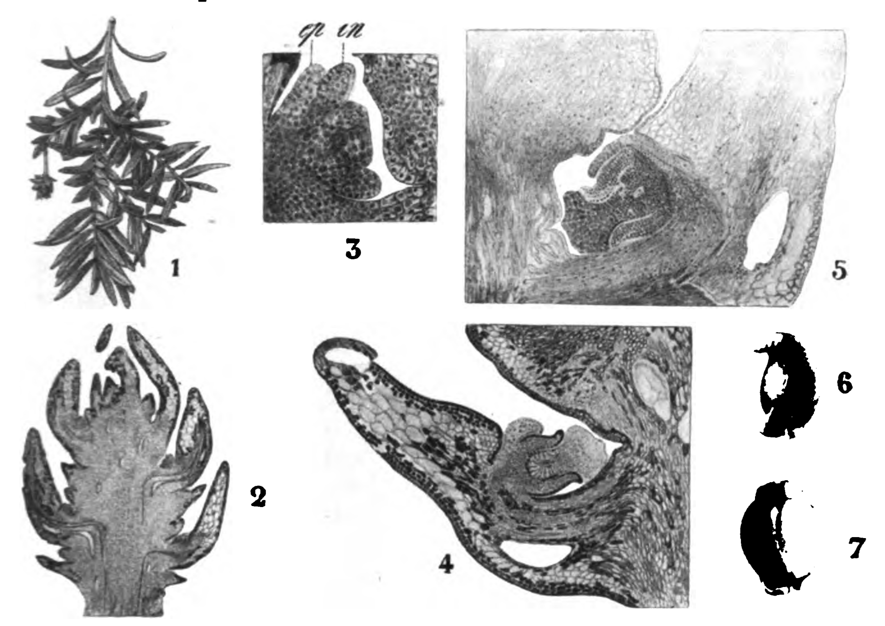


Fig. 29. Saxegothea conspicua, nach NORÈN. 1 Weiblicher Zapfen an einem hängenden Zweig. 2 Längsschnitt eines jungen Makrostrobilus. 3 Längsschnitt einer sehr jungen Samenknospe. ep. Epimatium, in. Integument. 4 Längsschnitt eines älteren Sporophylls. 5 Noch älteres Stadium. 6 Eine junge Samenanlage mit Epimatium, von der Innenseite aus gesehen. 7 Dieselbe von außen.

Wir können also wohl sagen, daß der Pollen von *Saxegothea* ein mehr reduziertes Prothallium als das von *Araucaria* enthält, sich übrigens aber bei der Keimung wohl ungefähr ebenso wie dieses verhält.

Der Makrostrobilus.

Wir haben den allgemeinen Bau schon kennen gelernt und gesehen, daß die Laubblätter allmählich in Bracteen und diese ebenso allmählich in die Sporophylle übergehen.

Jedes Sporophyll trägt ein Ovulum, das an der Basis des Sporophylls inseriert ist und anfangs im rechten Winkel dazu steht (Fig. 29, 2, 3), so daß die Mikropyle gegen die Rückenseite des vor ihr stehenden Sporophylls gekehrt ist. Durch sekundäres Wachstum des sie tragenden Sporophylls werden die Samenanlagen allmählich mehr einwärts gegen

die Achse des Zapfens gewendet, wenden sich dadurch um und sind schließlich ganz in den Winkel zwischen Sporophyll und Achse hineingerückt (Fig. 29, 4, 5). Durch das basale Dickenwachstum des Sporophylls werden sie auch mehr und mehr in dasselbe eingesenkt (Fig. 29, 5).

Das Ovulum zeigt ein normales Integument, über welches die Nucellusspitze hervorragt wie bei *Araucaria*, sich hier aber noch viel „stigmaähnlicher" ausgebildet hat. Ueberdies ist an der Außenseite des Ovulums ein auf dem Längsschnitt einem Integument sehr ähnlicher Auswuchs vorhanden, der von STILES in der Tat als zweites Integument angesprochen, von PILGER jedoch Epimatium genannt wird und nach ihm ein Auswuchs des Sporophylls, ist der mit der Samenanlage in keiner näheren Beziehung steht. Darüber sagt NORÈN: „Ob dies richtig

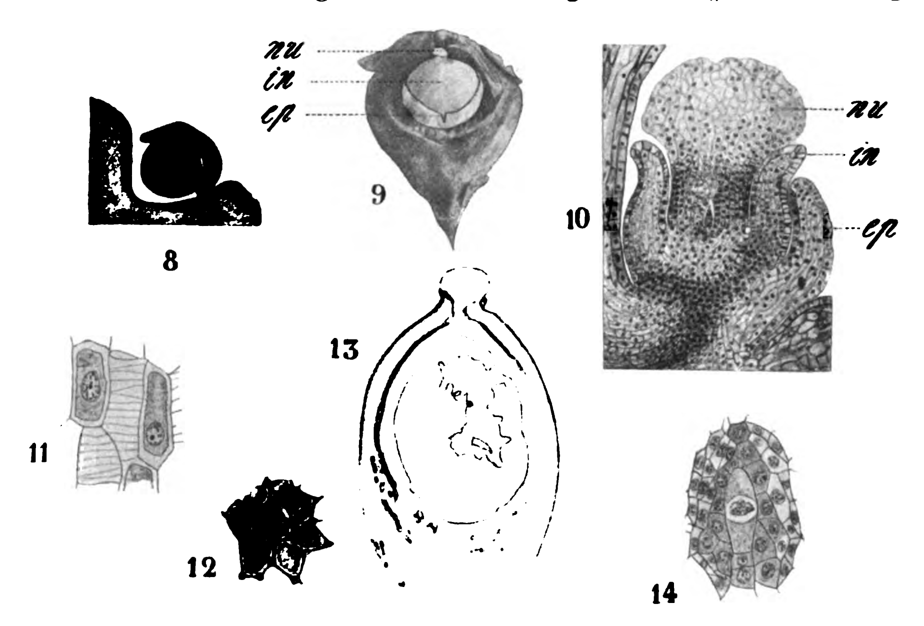


Fig. 29a. Saxegothea conspicua, nach NORÈN. 8 Querschnitt des Nucellus mit Integument und Epimatium. 9 Erwachsener Same. nu Narbe, in Integument, ep Epimatium. 10 Längsschnitt des Ovulums mit „Narbe". 11 Tracheiden des Nucellusgewebes. 12 Kollenchym des Nucellusgewebes. 13 Längsschnitt des Ovulums mit geschrumpftem Endosperm. 14 Embryosack mit dem dasselbe umgebenden Nährgewebe.

ist, kann ich nicht ganz bestimmt sagen, aber, wie aus der Fig. 29, 3 hervorgeht, steht das Epimatium schon in sehr jungen Stadien in innigem Zusammenhang mit dem Integument und wird erst später durch Wachstum des oberen Teils frei." Zur Blütezeit oder kurz nachher erstreckt es sich über ungefähr $^1/_2$ oder $^2/_3$ der Länge der Samenanlage und umschließt sie an der äußeren Seite wie ein Mantel bis zu $^1/_2$ oder $^2/_3$ des Umfanges (Fig. 29, 6, 7 und Fig. 29a, 8). An der Außenseite ist der obere Rand des Epimatiums etwas geschlitzt. Das Epimatium ist ziemlich dünn, wird mit der Zeit häutig und nimmt nur sehr wenig an Länge zu, so daß der reife Same weit daraus hervorragt (Fig. 29a, 9). Nach der Befruchtung wird das Sporophyll fleischig, schwillt stark an, und durch Verwachsung der Sporophylle des Makrostrobilus unter sich entsteht eine kugelige fleischige Masse, in welcher die glänzenden hellbraunen Samen eingeschlossen sind; das Ganze gleicht einer stacheligen „Beere" (Fig. 27, 2).

Am Nucellus ist zunächst die knopfförmige, narbenähnlich verbreiterte, aus der Mikropyle hervorragende Spitze (Fig. 29, 4 und Fig. 29a, 10) interessant, sie fängt Pollenkörner auf; NORÈN fand deren aber auch bisweilen im Kanal zwischen den Sporophyllen in einiger Entfernung von der Narbe. Wie bei *Araucaria* hatten sie dann dort gekeimt und sehr lange Schläuche ausgesandt, die zwischen den Karpiden nach der „Narbe“ hinabgewachsen waren, vielleicht durch eine den Kanal ausfüllende Keimflüssigkeit genährt.

Den feineren Bau des Nucellus beschreibt NORÈN, wie folgt:

„Das einzige Integument schließt sich dicht an den Nucellus, und dessen oberer Rand ist nach der Form der Narbe etwas ausgebogen. Der Nucellus ist in seinem unteren Teil anfangs zylindrisch und aus parallel verlaufenden Längsreihen von Zellen zusammengesetzt. Nach oben divergieren sie und gehen in die mehr unregelmäßig liegenden Zellen der ‚Narbe‘ über (Fig. 29a, 10). Die Nucelluszellen zeigen zum Teil eine eigentümliche Struktur, die, soviel ich weiß, vorher nicht in den Nucellen der *Coniferen* beobachtet worden ist und wahrscheinlich mit der eigenartigen Ausbildung der Narbe zusammenhängt. Die Zellen im ‚Halse‘, d. h. dem engsten Teil des Nucellus, sind in der Längsrichtung gestreckt. Ihre Wände zeigen nun eine Menge Verdickungen in Form von Ring- oder Spiralbändern, welche parallel oder etwas schräg gegeneinander geneigt verlaufen. Sie sind zwar sehr fein, aber, besonders auf den mit Kongorot gefärbten Schnitten immerhin gut unterscheidbar. Die erwähnten Zellen erhalten hierdurch ein tracheidenähnliches Aussehen (Fig. 29a, 11). ... Aber noch eine zweite Art Stützgewebe tritt in denselben Zellen auf. Die Mittellamelle, zu deren beiden Seiten die Wände etwas verschleimt zu sein pflegen, ist kollenchymatisch verdickt (Fig. 29a, 12). Diese etwas überraschende Erscheinung eines Stützgewebes mitten im Nucellus erklärt sich jedoch leicht durch den eigentümlichen Bau desselben. Das Integument schließt sich sehr eng um den Nucellus, und bei dem später eintretenden starken Wachstum im unteren Teil desselben ist Gefahr vorhanden, daß der ‚Hals‘ ganz zusammengedrückt und natürlich das Hineinwachsen der Pollenschläuche sehr erschwert würde, abgesehen davon, daß der Kopf leicht abbrechen könnte (Fig. 29a, 13). Dieses Stützgewebe hat offenbar den Zweck, dieser Eventualität vorzubeugen.“

Die eigentümliche Narbe von *Saxegothea* macht es selbstverständlich unmöglich, die durch die Bestäubung angebrachten Pollenkörner dadurch zu schützen, daß sich der mikropyläre Kanal durch Auswachsen der inneren Integumentzellen schließt, wie das bei *Coniferen* meistens der Fall ist.

Der Schutz des Pollens wird hier aber besorgt durch das feste Aneinanderschließen der sich verdickenden Sporophylle.

Die Entwickelung des Embryosackes, wahrscheinlich eine Makrospore einer Tetrade, bietet, soweit untersucht, wenig Besonderes; das untersuchte Material war aber sehr dürftig. Der Embryosack ist von einem plasmareichen Gewebe umgeben (Fig. 29a, 14), welches NORÈN für ein mehrzelliges Archespor hält, dessen Zellen ihren ursprünglichen Charakter von Sporenmutterzellen verloren haben und jetzt zu einem Nährgewebe für den jungen Embryosack geworden sind. In einem Falle wurden oben im Endosperm einige junge Archegone angetroffen, deren Form aber durch Schrumpfung des Endosperms schwierig zu bestimmen war. Sie scheinen indessen den Archegonen von *Podocarpus* ähnlich zu sein.

Anatomie der Achse des Makrostrobilus und der Makrosporophylle.

Auf dem Querschnitt der Achse des Makrostrobilus finden wir an der Basis einen Ring von 8 oder 9 endarchen, kollateralen Bündeln, welche ein massives Mark aus ziemlich dickwandigem Parenchym umgeben. An der Außenseite des Phloems eines jeden Bündels befindet sich ein großer Harzkanal, der ebenso groß oder gar größer als das Bündel selbst ist. Nach der Spitze des Strobilus hin nimmt die Zahl der Bündel ab, bis nahe der Spitze nur noch 2 oder 3 vorhanden sind.

Etwas unterhalb der Insertionsstelle eines Sporophylls teilt sich eines der axialen Bündel tangential in ein größeres und ein kleineres Bündel, welcher Gabelung alsbald die Spaltung des Harzkanals in zwei gleich große Kanäle folgt.

Das größere Bündel biegt dann mitsamt seinem Harzkanal aufwärts durch die Rinde in das Sporophyll ein, während das kleinere seinen Lauf in der Achse verfolgt, in der es schließlich erlischt, vorher aber bisweilen noch ein Bündel an ein höheres Sporophyll abgibt.

Bald nachdem das Blattbündel in das Sporophyll eingebogen ist, gibt es an seiner Oberseite 2—4 kleinere Stränge ab, welche das Sporangium versehen. Diese letzteren haben ihr Phloem und Xylem gerade umgekehrt orientiert wie das Sporophyllbündel. Der Harzkanal teilt sich nicht, sondern begleitet das Sporophyllbündel weiter; die Sporangiumbündel haben keine Harzkanäle.

Höher hinauf teilt sich das Sporophyllbündel in eine Reihe kleinerer Bündel, von denen die lateralen sich aufwärts biegen und so eine zweite obere Reihe bilden. Die übrigbleibenden Bündel der unteren Reihe schließen nun wieder zu einem einzigen Bündel zusammen, das offenbar von Transfusionsgewebe umgeben ist (Fig. 27, 6); diesen Charakter zeigen sie zumal deutlich auf dem Längsschnitt (Fig. 27, 9).

Es ist demnach wohl zweifellos, daß auch die Samenschuppen von *Saxegothea* einfache Sporophylle sind.

Bevor wir diese Gattung verlassen, sei noch einiges über

abnorm gestellte Ovula

gesagt. In einzelnen Fällen tragen die Makrosporophylle statt an ihrer Oberseite, an ihrer Unterseite ein Ovulum (Fig. 26, 5), dem dann aber das Epimatium fehlt.

Dieser Umstand scheint mir nicht unwichtig, insofern es doch eine eigentümliche Tatsache ist, daß bei den *Coniferen* die Makrosporangien auf der Oberseite, die Mikrosporangien auf der Unterseite der Sporophylle stehen.

Mit Recht bemerkt Thomson, daß, da bei den Farnen die Sporangien an der Unterseite der Blätter stehen, die Mikrosporophylle der *Coniferen* die ursprünglichste Stellung der Sporangien aufweisen; überhaupt scheinen die Makrosporophylle den Mikrosporophyllen in der Evolution meistens vorauszueilen; das zeigen deutlich die *Bennettiteae*.

Aus irgendeinem Grunde haben offenbar die Makrosporangien ihre Stellung auf der abaxialen Seite verlassen, sind sozusagen auf die adaxiale Seite des Sporophylls hinaufgekrochen. Sie sind bei den *Cycas*-Arten, bei denen die Makrosporangien noch auf der abaxialen Seite stehen, schon lateral, um bei den *Coniferen* ganz adaxial zu werden, während *Saxegothea* offenbar bisweilen noch in atavistischer Weise Makrosporangien auf der abaxialen Seite produziert.

Weshalb solchen abaxial gestellten Sporangien das Epimatium fehlt, ist unklar, wie überhaupt die Bedeutung dieser Bildung noch arg im dunkeln liegt.

Summa Summarum ist *Saxegothea* offenbar eine *Podocarpee* mit mancher Beziehung zu den *Araucarieae*.

An *Saxegothea* schließen wir nun von den übrigen *Podocarpeen* gewiß am besten

Microcachrys tetragona

an, die einzige Art dieser Gattung. Diese Pflanze kommt ausschließlich auf der rauhen, steinigen Hochfläche mit nassem, moorigem Boden (1250 m ü. M.) und auf den höchsten Spitzen des Western Range und auf Mount Lapeyrouse in Tasmanien vor.

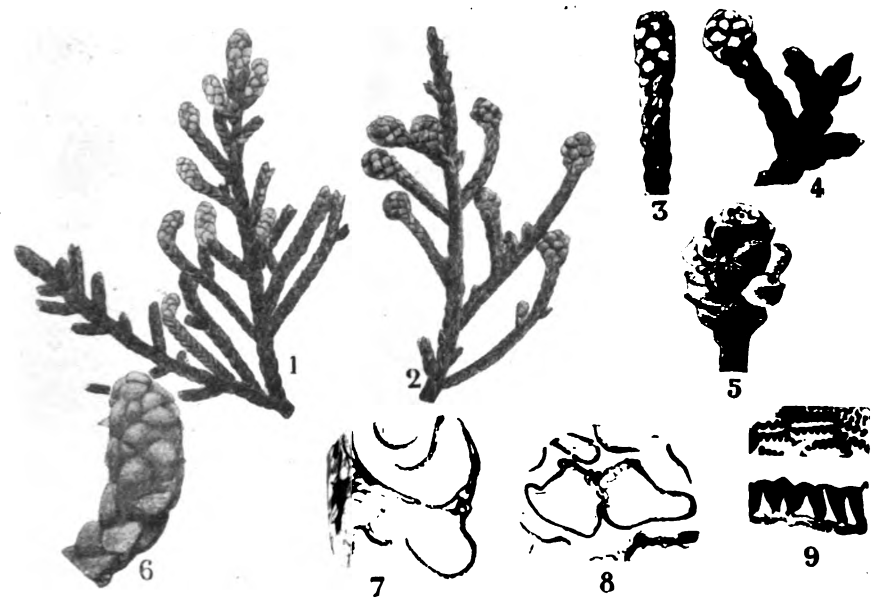


Fig. 30. Microcachrys tetragona, nach THOMSON. 1 Zweig mit Mikrostrobilis. 2 Zweig mit Makrostrobilis. 3 Reifer Mikrostrobilus. 4 Makrostrobilus. 5 Frucht. 6 Mikrostrobilus. 7 Längsschnitt eines Mikrosporophylls mit geöffnetem Mikrosporangium. 8 Querschnitt eines Mikrosporophylls. 9 Die Wand des Sporangiums, oben im tangentialen, unten im Querschnitt.

Sie ist ein dem Boden angedrückt wachsendes Sträuchlein mit kräftigen krautigen Zweigen.

Die Pflanze wurde 1857 von Mr. WM. ARCHER in Kew eingeführt. Sie hat nur Wert für Orangeriedekoration, da sie in Topfkultur einen eleganten Habitus hat, und ihre hübsche Beblätterung und frisch-roten Früchte einen ganz angenehmen Eindruck machen. Die Laubblätter sind klein, stengelumfassend, gegenständig in alternierenden Paaren, also tetrastich und bloß $1^1/_4$—$1^1/_2$ mm lang, die Zweige vierkantig.

Männliche und weibliche Kegel stehen terminal. Die Sporophylle stehen in vierzähligen Kreisen, welche miteinander alternieren, so daß sie, von außen betrachtet, den Eindruck einer spiraligen Anordnung hervorrufen.

Die Mikrosporophylle tragen an ihrer Unterseite zwei mehr oder weniger kugelige hängende Sporangien, deren Form und Struktur nach dem Ausstreuen des Pollens durch Fig. 30, 7, 8 illustriert wird.

Der Endlappen des Sporophylls ist breit-dreieckig, nach oben gekrümmt, man könnte das ganze Sporophyll vielleicht schildförmig nennen, wobei der schildförmige Teil nur nach oben entwickelt ist. Beim reifen Sporangium sind die inneren Schichten der Wand kollabiert, nur die Epidermis behält infolge eigentümlicher starker Verdickungen (Fig. 30, 9) ihre Struktur.

Der Pollen (Fig. 31, 3) ist klein im Vergleich zu dem von *Saregothea* (Fig. 31, 4), *Podocarpus* (Fig. 31, 5) oder *Pinus* (Fig. 31, 6). Bei *Saregothea* variieren die Pollenkörner sehr in der Größe. Der Pollen zeigt Luftsäcke, welche aber auch fehlen können. Diese entstehen durch lokalisierte Abhebung der Exine von der Intine. Während *Pinus* stets 2 Luftsäcke hat, besitzt *Microcachrys* eine zwischen 3 und 6 wechselnde

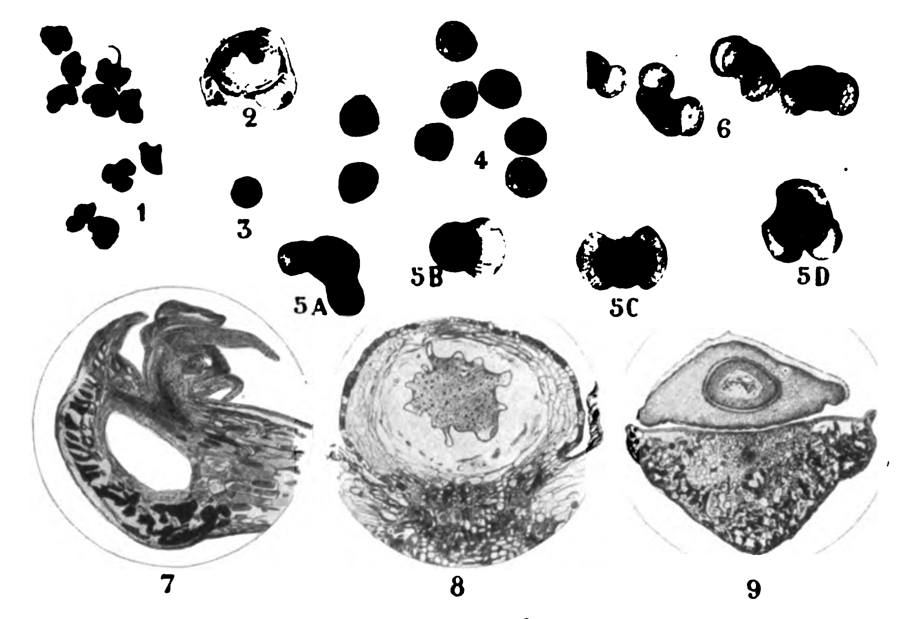


Fig. 31. Microcachrys tetragona, nach THOMSON. 1 Eine Anzahl durchgeschnittener Pollenkörner, unten liegt eins mit 4 Flügeln, darüber eins mit 3 quergeschnittenen Flügeln. 2 Pollenkorn mit ♂ x-Generation. 3—6 Pollenkörner verschiedener Coniferen bei derselben Vergrößerung. 3 Microcachrys, von unten gesehen, 4 Saxegothea, 5 Podocarpus ferruginea. A und B Zwei laterale Ansichten, die zweite 90° um die erste gedreht. C Dorsalansicht. D Ein Korn mit 3 Flügeln. 6 Pinus resinosa. 7 Längsschnitt des distalen Endes des Makrosporophylls. 8 Makrosporangium im Querschnitt, im geschrumpftem Endosperm zahlreiche Archegoninitialen. 9 Sporophyll und Makrosporangium mit abnorm dickem Integument im Querschnitt.

Zahl. Von 64 Körnern hatten 50 drei Luftsäcke, bei dreien von ihnen war der dritte Sack sehr klein; 9 hatten 4 Luftsäcke, 2 hatten 5 Luftsäcke und 3 hatten deren 6. Fig. 31, 2 zeigt die größten angetroffenen Luftsäcke. Sie erstrecken sich in lateraler Richtung meistens nicht über den Körper des Korns hinaus, wohl aber in ventraler Richtung, aber nie so weit wie bei *Podocarpus* oder *Pinus*.

Die Luftsäcke von *Microcachrys* werden erst spät gebildet; sie sind nämlich, wenn der Pollen schon eine 5-zellige x-Generation gebildet hat, nicht viel weiter entwickelt als bei noch in der Tetrade liegenden Pollenkörnern von *Pinus*.

Aus diesem späten Auftreten der Pollenflügel in der Ontogenie unserer Pflanze darf wohl gefolgert werden, daß sie diese erst vor

kurzem erworben hat. Auch deren große Variabilität sowohl in der Größe, wie in Form und Zahl deutet auf eine primitive Stellung, und so steht denn *Microcachrys* zwischen *Saxegothea*, die der Luftsäcke ganz entbehrt, und den übrigen *Podocarpeen*, welche zwar meistens Pollen mit 2 Luftsäcken besitzen, aber doch noch in der Zahl schwanken. So findet man bisweilen 3 Pollensäcke bei *Podocarpus ferruginea* (Fig. 31, 5 D), welche Zahl sogar für *Podocarpus dacrydioides* konstant zu sein scheint.

Wie wir also sehen, sind innerhalb der Gruppe der *Podocarpineae* die Luftsäcke erworben; *Saxegothea* entbehrt deren noch ganz, bei *Microcachrys* treten sie eben auf, und nachdem dies nachgewiesen ist, fallen natürlich die Theorien, welche die *Podocarpeen* von den *Pineen* herleiten wollen, weil beide Gruppen Luftsäcke am Pollen haben.

Im reifen Pollen finden sich oft 4 Prothalliumzellen, 3 ist aber die häufigste Zahl, indem meistens nur die zweite Prothalliumzelle sich teilt, die erste ungeteilt bleibt. Außer Prothalliumzellen soll Fig. 31, 2 „ein laterales Abspaltungsprodukt der Körperzelle und einen Schlauchkern“ zeigen. Die Untersuchung THOMSONS ist in bezug auf die ♂ x-Generation recht unvollständig, es darf aber doch wohl geschlossen werden, daß auch hier, wie bei den übrigen *Podocarpeen*, ein mehrzelliges ♂ Prothallium vorhanden ist.

Die Makrosporophylle.

Weder im Stamme von *Microcachrys*, noch in den Achsen der Makro- oder Mikrostrobili sind Harzkanäle vorhanden. So wie in das Blatt, tritt auch in das Makrosporophyll nur ein Gefäßbündel ein. Erst in einiger Entfernung von der Basis wird unterhalb des Gefäßbündels im Makrosporophyll ein Harzkanal gefunden (Fig. 31, 7). Im Laubblatte setzt sich aber der Harzkanal bis in die Basis fort, und da die Blätter verwachsen sind, wird der Eindruck hervorgerufen, als enthielte der Stamm Harzkanäle. Sowohl im Laubblatte wie im Sporophyll liegt das Gefäßbündel der Oberseite näher als der Unterseite.

Ein Vergleich der Längsschnitte eines Makrosporophylls und eines Laubblattes zeigt große Uebereinstimmung zwischen dem distalen Ende des ersteren und dem ganzen letzteren. Jedes hat deutliches Palisadenparenchym an seiner Unterseite, ein sklerotisches Hypoderm und eine Epidermis mit sehr dicker Cuticula, der die Stomata fehlen, welche letzteren beim Laubblatt an der ganzen Oberseite des Blattes, beim Sporophyll auf der Oberseite des sich über das Ovulum erstreckenden Teiles des Blattes inseriert sind. An der Oberseite ist kein Hypoderma vorhanden, und das Palisadengewebe sowohl beim Laubblatte wie beim Sporophyll degeneriert.

Die Gefäßbündelversorgung des Ovulums ist dieselbe wie bei *Saxegothea*, auch hier ist also die Samenschuppe ein einfaches Sporophyll. Bei *Microcachrys* ist aber nur ein Ovularbündel vorhanden, das sich in der Nähe der Basis des Ovulums gabelt und dessen Zweige bis an den Basalteil des Integuments vordringen.

Die meisten von THOMSON untersuchten Ovula hatten im Embryosack nur noch wandständiges Plasma gebildet. In einem Falle aber (Fig. 31, 8) war Prothallium vorhanden, und dies zeigte zahlreiche, unter sich ziemlich entfernte, Archegoninitialen. Die Makrosporenwand zeigt noch die Differenzierung in Exospor und Endospor.

Fig. 31, 7 zeigt das Integument mit dem Epimatium, welches häutig bleibt und wie bei *Saxegothea* am reifen Samen nur die Basis umgibt.

Schließlich werden die Makrosporophylle fleischig und rot, klaffen aber, so daß die Samen sichtbar sind (Fig. 30, 5).

An *Microcachrys* schließt sich am besten

Dacrydium

an. Von dieser Gattung sind 16 Arten bekannt, welche in Australien sowohl auf dem Festlande wie auf den Inseln (inkl. Neu-Caledonien), im Malayischen Archipel, in Ostasien und in Südamerika vorkommen. Im Malayischen Archipel und in Ostasien sind Arten auf den Philippinen, auf Borneo, Sumatra, den Viti-Inseln, Malacca, Singapore, Penang und Tonkin gefunden worden, während es in Südamerika nur eine Art, *Dacrydium Fonkii* (PHIL.) BENTH., gibt, welche in Chile und Westpatagonien vorkommt. Letztere Art ist ein Strauch, welcher in Chile, z. B. auf den Chonos-Inseln, an fast nackten Granitfelsen bis zu einer Höhe von 700 m ü. M. vorkommt. Andere Arten sind in Neu-Seeland alpin. Man glaube aber nicht, daß alle *Dacrydien* strauchartig sind; es gibt im Gegenteil in dieser Gattung hohe Bäume.

Das Vorkommen von *Dacrydium cupressinum* beschreibt COCKAYNE in seiner „Botanical Survey of the Tongoriro National Park“ (Report to the Department of Lands, New Zealand, Wellington 1908), wie folgt:

Dieser Park ist vom Staate reserviert und geschützt, weil er eine Anzahl aktiver Vulkane enthält. Die höchste Spitze, der Ruapehu (2800 m), trägt die einzigen Gletscher, welche in North Island (N. S.) gefunden werden. Gewisse Lavaströme sind rezent, und das Gebiet ist mit vulkanischer Asche bedeckt, in welcher Regen und Schnee bald wegsinken, um weiter unterwärts wieder an die Oberfläche zu gelangen. Die Art des Bodens, die starke Insolation im Sommer und die Windigkeit der Region erzeugt auf den Bergspitzen Wüsten- und Steppenvegetation. Das Klima ist auf dem östlichen Plateau verhältnismäßig trocken (nur 150 cm in 112 Regentagen per Jahr), während auf dem westlichen Plateau bis 250 cm Regen in 230 Tagen pro Jahr beobachtet wurde. Schnee bleibt bis zu einer Höhe von 1000 m nur wenige Tage im Jahre liegen, schmilzt aber an gewissen Punkten erst im März. Diese Schneeanhäufungen bewirken in Verbindung mit den Schneefeldern des Ruapehu, daß fortwährend Wasser gebildet wird, welches an bestimmten Stellen an die Oberfläche kommt und sowohl in den Steppen wie im Walde sumpfige Stellen hervorbringt. Da der niedrigste Punkt des Parkes noch etwa 1000 m ü. M. liegt, ist die Flora vorwiegend subalpin.

Es gibt in der Flora zwei Haupttypen: Steppe und Wald, welche durch subalpines Gestrüpp ineinander übergehen. Eigentlicher Wald kann nur dort sich bilden, wo Gras und Gestrüpp den Boden vorbereitet haben oder wo topographische Umstände Schutz gewähren. Innerhalb des eigentlichen Parkes liegt nur wenig Wald, da dieser auf das vulkanische Niveau beschränkt ist. Der obere Wald wird zumal von *Nothofagus* gebildet. Von der Ebene am Westabhang aufsteigend, ist die Reihenfolge folgende: Gleich oberhalb der Ebene findet sich eine schmale Zone niedriger Bäume: *Pittosporum Colensoi*, *Nothopanax Colensoi, Veronica salicifolia, Cordyline indivisa* etc. mit zahlreichen *Dicksonia lanata*. Höher hinauf kommt ein *Podocarpeen*-Wald mit zahlreichen Bäumen mittlerer Größe von *Dacrydium cupressinum*, *Podocarpus ferrugineus, P. Totara* und einzelnen *Libocedrus Bidwillii* vor; das Unterholz ist dicht, mit viel *Dicksonia lanata* und anderen Blütenpflanzen und Farnen. Höher hinauf nimmt *Dacrydium* an Zahl ab, *Libocedrus*

hingegen zu, und schließlich beginnt der *Nothofagus*-Wald, während noch höher hinauf die Steppe anfängt. Bei etwa 1500 m Meereshöhe fängt die Wüste an, welche an vielen Stellen ganz vegetationslos ist, an anderen eine alpine Flora beherbergt. Diese Wüsten sind eher von edaphischen wie von klimatischen Ursachen bedingt und stellen den ersten Schritt der Wiederherstellung der von den Vulkanen verwüsteten Flora dar. Die erste Pflanzendecke besteht aus weit voneinander entfernten Ansiedelungen von *Veronica spathulata, Claytonia australisiaca, Gentiana bellidifolia* und *Luzula Colensoi*, aus Polstern von *Raoulia australis*, während sich auf den flacheren Abhängen Gruppen von *Danthonia* befinden. Wo sich das zerbröckelte Bodenmaterial ansammelt, werden kleine Dünen gebildet mit *Pimelea laevigata, Podocarpus nivalis,*

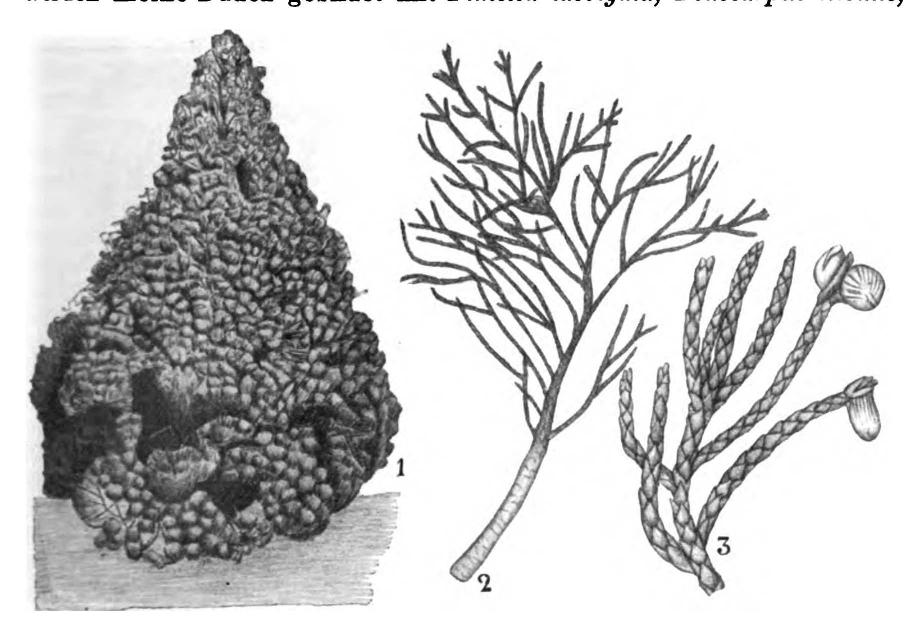


Fig. 32. 1 Dacrydium spec., nach einer Photographie von Dr. HALLIER. 2 D. Bidwillii, Habitus eines Zweiges, nach PILGER. 3 Fruchtender Zweig, nach PILGER.

Dacrydium latifolium, Veronica tetragona etc. Diese Dünen oder Inseln mit strauchartigen Pflanzen und Kräutern in der Wüste sind die ersten Stadien der Bildung einer Gestrüppsteppe, welche vorwiegend aus *Epacrideen* und verschiedenen *Dacrydium*-Arten, neben Compositen, *Scrophularineen* und *Gleichenia dicarpa*, besteht. Die Flora des etwa 3—4 englische Meilen breiten und langen Parkes ist arm, sie zählt bloß 222 Arten von Phanerogamen und Farnen.

Betrachten wir nach dieser Schilderung ihres Vorkommens die *Dacrydien* etwas näher. Die im Jugendzustande linearen gewöhnlichen Blätter werden später meistens klein, schuppenförmig, selten eiförmig-lanzettlich.

Die männlichen Blüten stehen meistens terminal, nur selten, wie bei *Podocarpus*, axillär, und die ganze Blüte gleicht der Spitze eines gewöhnlichen vegetativen Zweiges oft so sehr, daß sie schwer auffindbar ist. Dieser einfache Blütentypus kommt außer bei *Dacrydium* nur noch bei der Sektion *Dacrycarpus* der Gattung *Podocarpus* vor.

Die Mikrosporophylle, welche spiralig übereinander greifend, wie gesagt, an den Spitzen der Laubzweige stehen, weichen in der Form nur wenig von den sterilen Laubschuppen des Zweigleins ab; an ihrer Unterseite tragen sie in der Nähe der Basis zwei horizontal gestreckte, nebeneinander liegende Mikrosporangien, welche der Länge nach mittels einer horizontalen Spalte nach außen und unten aufspringen (Fig. 33, 3).

Da die Form der sterilen Schuppen in der fertilen Region nur wenig verändert ist, so ist die Endschuppe der Anthere groß und entspricht in ihrer Form fast den sterilen Schuppen. Die männliche Blüte hebt sich somit in diesen Fällen nur wenig von der sterilen Region ab, und es zeigt sich hier recht deutlich die Entstehung der Endschuppe aus der Spitze des sterilen Blattes.

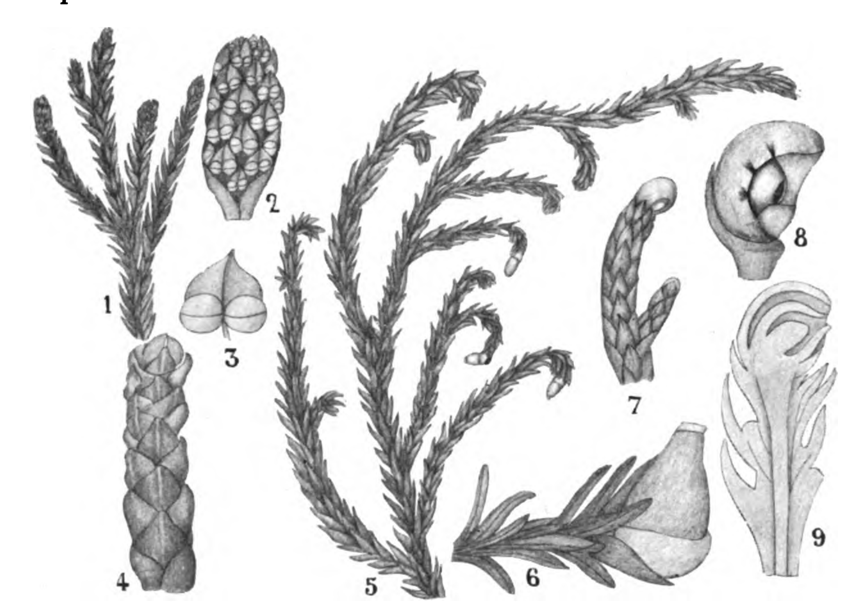


Fig. 33. Dacrydium cupressinum SOL. 1 Männlicher Blütenzweig, nach EICHLER. 2 Mikrostrobilus, nach RICHARD. 3 Mikrosporophyll, nach RICHARD. 4 Makrostrobilus (von D. Fonkii [PHIL.] BTH.), nach PILGER. 5 Fruchtender Zweig, nach PILGER. 6 Weibliche Blüte, nach RICHARD. 7 Weiblicher Blütenzweig, nach EICHLER. 8 Weibliche Blüte, nach EICHLER. 9 Längsschnitt derselben, nach EICHLER.

Deutlicher hebt sich die männliche Blüte bei *Dacrydium cupressinum* ab, wo sie aber auch noch terminal ist, während in anderen Fällen die männlichen Blüten sogar axillär stehen können und ebenso deutlich differenziert sind wie bei den *Podocarpus*-Arten.

Die Entwickelung der männlichen x-Generation

ist von Miss M. S. YOUNG (The male Gametophyte of Dacrydium, Bot. Gaz., Sept. 1907, p. 189—196) untersucht worden. Das zu ihrer Arbeit verwendete Material wurde von COCKAYNE in Neu-Seeland an *Dacrydium biforme, D. Bidwillii, D. cupressinum* und *D. laxifolium* gesammelt. Nirgends aber war eine vollständige Serie vorhanden. Bei *D. biforme* hatte der Pollen noch nicht gekeimt, *D. Bidwillii* ergab eine Reihe von der Bildung der Mikrospore bis zum Ausstreuen desselben; der zum Aus-

streuen fertige Pollen hat gekeimt, d. h. die x-Generation gebildet, nicht aber den Pollenschlauch. *D. cupressinum* hatte den Pollen ausgestreut, in den eingesammelten Ovulis dieser Art war aber kein Pollen vorhanden. *D. laxifolium* zeigte junge Pollenschläuche, die in die Mikropyle vorgedrungen waren, und bei *D. intermedium* hatten diese die Nucellusspitze erreicht. Der reife Pollen (Fig. 34, 1) hat 2 Luftsäcke und einen großen der Basis der Spore, d. h. der von den Luftsäcken abgekehrten Seite derselben, genäherten Nucleus.

Die erste Teilung schneidet eine linsenförmige Prothalliumzelle ab, welche der Wand der Mikrospore angeschmiegt liegt. Bald folgt eine zweite Teilung, welche von der Hauptmasse der Spore eine zweite Prothalliumzelle abschnürt, die sich an die erste anlegt. Dann wird von der Hauptmasse der Spore eine dritte Zelle abgeschnitten, welche sich der zweiten auflagert, und die man für eine dritte Prothalliumzelle halten würde, falls nicht aus ihrem späteren Verhalten hervorginge, daß sie die männlichen Energiden bildet; es ist dies die generative Zelle.

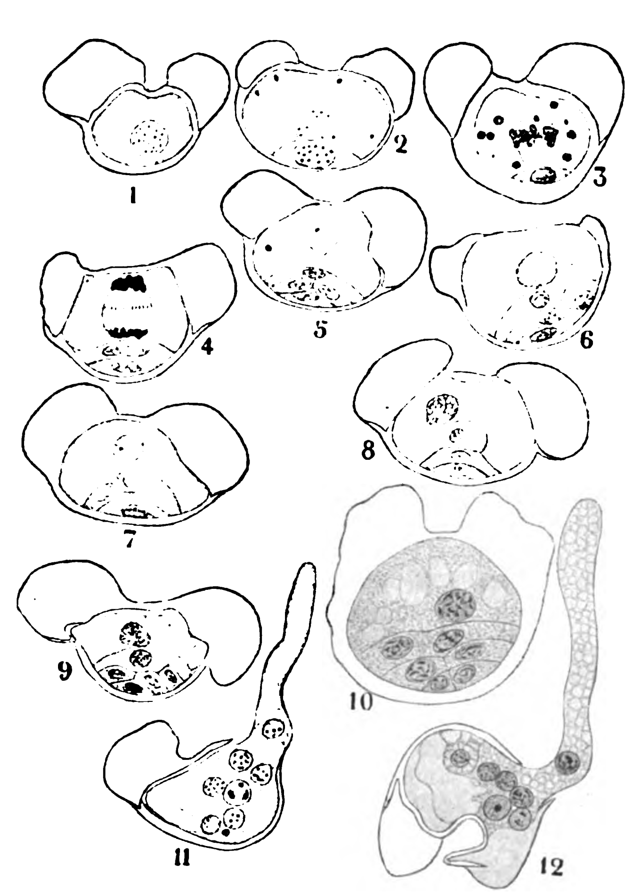
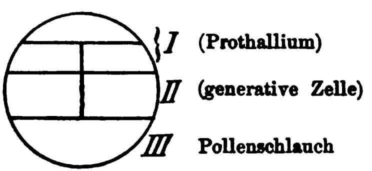


Fig. 34. Die männliche x-Generation von **Dacrydium**, nach Miss Young. 1—9 D. **Bidwillii**. 11, 12 D. **laxifolium**. 1 Mikrospore. 2 Die erste Prothalliumzelle abgeschnitten. 3 Die zweite Prothalliumzelle sich bildend. 4 Abschneiden der generativen Zelle. 5 Die zweite Prothaliumzelle hat sich geteilt. 6 Teilung der generativen Zelle. 7 Die generative Zelle geteilt; die beiden Tochterzellen sich vergrößernd. 8 Schlauchkern, Körperzelle und 2 Prothalliumzellen zeigend, die Stielzelle nicht sichtbar. 9 Die Wände der Stiel- und Körperzelle sich auflösend. 10 D. **cupressinum**, beide Prothalliumzellen geteilt. 11—12 Der Schlauchkern in den Schlauch eintretend, Körperzelle, Prothallium- und Stielzelle noch im Pollenkorn.

Diese und die zweite Prothalliumzelle teilen sich nun, meistens die letztere zunächst, aber die Reihenfolge kann auch umgekehrt sein.

Jedenfalls ist das Resultat ein Komplex von 5 Zellen, eine im unteren und 2 in einer der oberen Etagen, von der Sporenwand aus gezählt. Der freie Kern, der Schlauchnucleus, teilt sich nicht.



Das Resultat ist demnach dieses: Vergleichen wir es mit dem Verhalten von *Cycas*, so stellt es sich heraus, daß hier vollkommen analoge Fälle vorliegen, nur daß die Zahl der Prothalliumzellen bei *Cycas* auf eine reduziert ist, während bei *Dacrydium* 3, bei *D. cupressinum* und ausnahmsweise auch bei *D. Bidwillii* sogar durch Teilung der sonst ungeteilt bleibenden Prothalliumzelle deren 4 vorkommen.

Bei *Dacrydium* können beide Tochterzellen der generativen Zelle fertil werden oder eine steril bleiben als sogenannte Stielzelle. „Thus it seems at first a matter of indifference which shall be the bodycell and which sterile, and some accident of slightly superior size or better nourishment may be the determining factor“ sagt Miss Young. Ich meine demnach mit Recht auf S. 742 des zweiten Bandes dieser Vorlesungen die generative Zelle als das Homologon zweier Antheridien aufgefaßt zu haben.

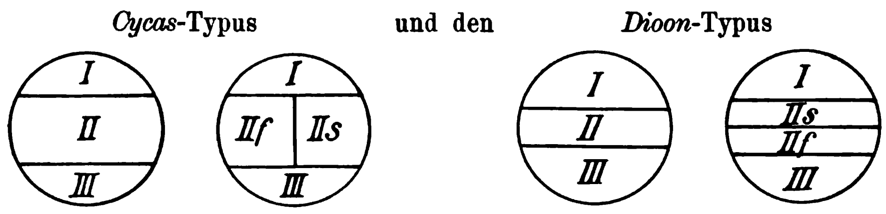
Die beiden Tochterzellen der generativen Zelle lösen ihre Wände und geben ihre Energiden frei; diejenige Energide, welche fertil wird, behält ihre Individualität bei und häuft in ihrem Cytoplasma Stärke an; sie ist, wie die Körperzelle anderer *Coniferen*, deutlich im Plasma der Spore kenntlich; die andere Tochterenergide verliert ihre Individualität, und ihr Kern kommt in das Plasma der Spore zu liegen.

Auch die Wände der Prothalliumzellen lösen sich, so daß der Pollen von *D. Bidwillii* im Augenblicke des Ausstreuens die Energide der Körperzelle mitsamt ihrem Nucleus enthält, und 5 freie Kerne, nämlich 3 von den Prothalliumzellen herrührende, einen von der Stielzelle stammenden und den Pollenschlauchkern.

Bisweilen wurden beide Tochterzellen der generativen Zelle Körperzellen, welche, wenn auch in der Größe verschieden, beide die charakteristische Schicht (Energidenplasma mit Stärke) zeigten.

Summa summarum, teilt sich also die Mikrospore von *Dacrydium* wie bei *Cycas*, nur ist das Prothallium besser ausgebildet. Das Prothallium ist demnach weniger, die Spermazellen aber sind weiter reduziert als bei *Cycas*. Nicht alle *Cycadeen* teilen aber ihre generativen Zellen genau so wie *Cycas*; *Microcycas* bildet eine weit größere Zahl von Spermatozoenmutterzellen und teilt überdies ihre generative Zelle nicht der Länge, sondern der Quere nach. Das tun auch *Zamia* und *Dioon*, welche aber nur eine Körperzelle bilden. Wir haben also bei den *Cycadeen* zwei Typen, den

Cycas-Typus und den *Dioon*-Typus



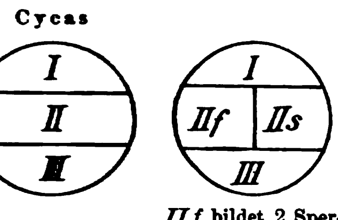
Diese Typen finden sich nun bei den *Coniferen* wieder und zwar der *Cycas*-Typus, soweit bekannt, bei den *Florales*, der *Zamia*-Typus bei den *Inflorescentiales*. Schade nur, daß die *Ginkgoales*, welche doch wohl den *Inflorescentiales* am nächsten stehen, dem *Cycas*-Typus folgen.

Folgende Uebersicht mag dies illustrieren:

Cycadeae

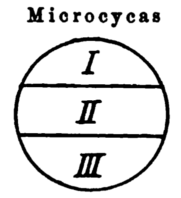


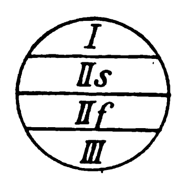
Cycas

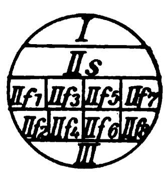


IIf bildet 2 Spermatozoen.

Microcycas

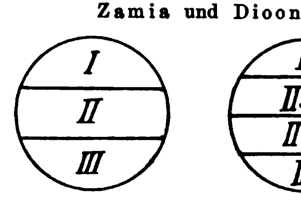


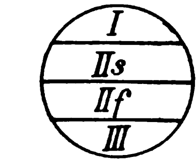




IIf bildet 8 Spermatozoenmutterzellen zu je 2 Spermatozoen, also 16 Spermatozoen.

Zamia und Dioon





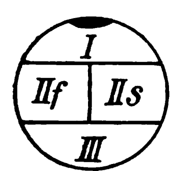
IIf bildet 2 Spermatozoen.

Ginkgoales

Ginkgo



degeneriert





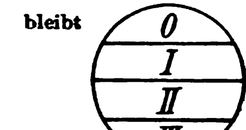
degenerierte Zelle *0*.

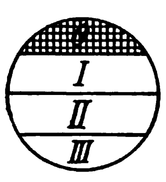
IIf bildet 2 Spermatozoen.

Coniferen

raucaria Bidwillii

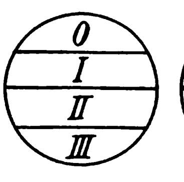
bleibt

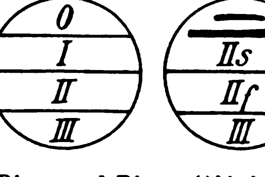


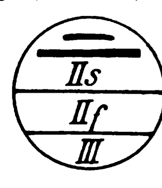


0 teilt sich zu höchstens 44 Zellen.
bleibt vielleicht ungeteilt.
teilt sich, ob transversal oder überlängs, ist unbekannt. Das eine Teilprodukt scheint 2 nackte Spermnuclei zu liefern.

Pseudotsuga (Abietineae)

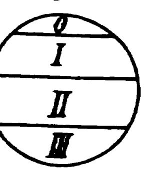


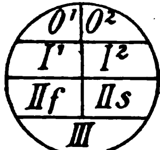




0, *I* degeneriert.
IIf bildet 2 nackte Spermnuclei ungleicher Größe, nur eine funktioniert.

Saxegothea

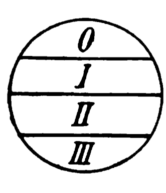


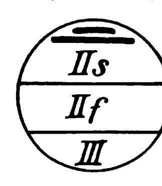


IIf wird wohl 2 nackte Spermnuclei liefern.

Vermutlich, vergl. die Angabe von Norén auf S. 56.

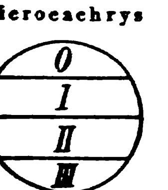
Picea und Pinus (Abietineae)

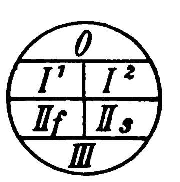




Weiter wie: Pseudotsuga.

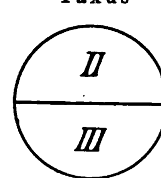
icrocachrys

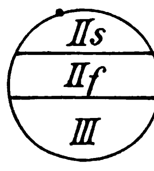




Vermutlich, die Figur Thomsons ist nicht deutlich.

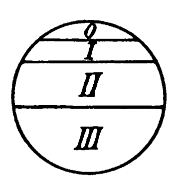
Taxus

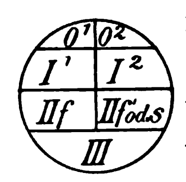




IIf bildet 2 ungleiche Spermnuclei.

Dacrydium

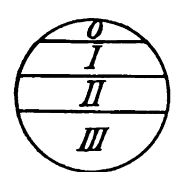


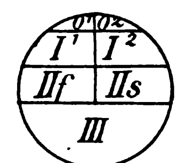


Bei D. Bidwillii kann *0* ungeteilt bleiben.

IIf liefert wohl 2 nackte Spermnuclei.
IIf^1 kann ebenfalls fertil werden oder steril bleiben.

Podocarpus



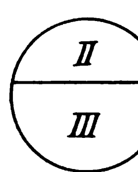


0 kann aber auch ungeteilt bleiben.
I kann aber auch ungeteilt bleiben.
IIs kann aber vielleicht unter Umständen auch fertil werden.
IIf liefert wohl 2 nackte Spermnuclei.

Cupressineae

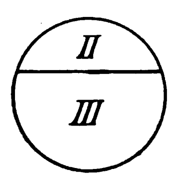
Libocedrus, Thuja, Cupressus, Sequoia, Juniperus.
Prothalliumzellen fehlen.

Libocedrus



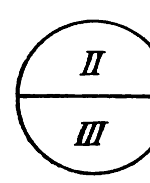
II teilt sich in *IIf* und *IIs*, ob transversal oder nicht, ist unbekannt. *IIf* bildet zwei cilienlose, nackte Spermenergiden gleicher Größe, welche beide funktionieren, was dadurch ermöglicht wird, daß der Pollenschlauch nicht, wie z. B. bei den Abietineen, bis in das Archegon vordringt, sondern seinen Inhalt in eine Archegonkammer entleert, in welcher sämtliche Archegone ausmünden.

Thuja

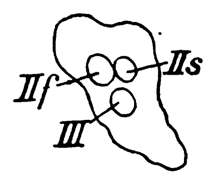


wie bei Libocedrus, ob *II* sich transversal oder longitudinal teilt, ist auch hier unbekannt.

Sequoia

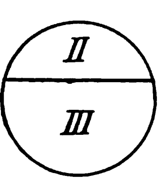


wie bei Libocedrus, auch hier ist nicht mit Sicherheit bekannt, ob *II* sich transversal oder longitudinal teilt, ersteres jedoch nach nebenstehender Figur Lawsons wahrscheinlich.



Juniperus

(Nach Belajeff.) Norén in Univ. Arsskr. Upsala 1907 nicht gesehen.)



IIf IIs

III

IIf bildet zwei vollkommen gleiche Spermazellen ohne Cilien.

Cupressus. Nach Lawson wie bei Libocedrus; bei einer Art aber nach Juel viele Spermazellen; was von Lawson als Abnormität betrachtet wird.

Auch hinsichtlich der Teilung der Mikrospore stehen demnach die *Araucarieae* den *Podocarpeen* näher als den *Abietineen*.

Betrachten wir jetzt die

weibliche Blüte von *Dacrydium*.

Einzelne *Dacrydien* sind monöcisch, so z. B. *D. Colensoi*, an welchem PILGER ♂ und ♀ Blüten an benachbarten Zweigen fand. Bei den meisten *Dacrydien* stehen die weiblichen Blüten terminal an den Zweigen, und solche Arten bilden dann in ihren Blüten nur 1—8 (letzteres bei *D. Franklini*) Sporophylle aus.

Selten, so z. B. bei *D. araucarioides*, ist die weibliche Blüte kaum differenziert und demnach nur schwer von einer vegetativen Zweigspitze unterscheidbar. Bei solchen Arten werden bloß die Blätter nach der Zweigspitze hin etwas länger, während das terminale Blatt, sonst in keiner Hinsicht von den anderen verschieden, an seiner Basis und demnach ganz versteckt ein Ovulum trägt.

Die Blüte steht also auf der Entwickelungsstufe eines Strobilus von *Lycopodium Selago*, bei dem nur ein Blatt fertil geworden wäre, ein Zustand, der sich bei *Lycopodium Selago* wohl nie vorfindet.

Bei den anderen *Dacrydium*-Arten mit nur einem Sporophyll ist die florale Region besser von den sterilen differenziert, z. B. bei *D. cupressinum* (Fig. 33, 4) und bei *D. Fonkii.* Hier sind nämlich die beiden terminalen Blätter des Laubsprosses etwas über die sterile Region emporgehoben und kahnförmig ausgebaucht; nur eines dieser Blätter ist jedoch fertil und trägt an seiner Basis ein Ovulum, das gegenüberstehende, ihm in der Form ganz gleiche bleibt steril.

Bei *D. cupressinum* sind die unterhalb dieser beiden Blätter stehenden Schuppen meist stumpfer und an der Basis verdickt, und da die Blüte scharf eingebogen ist, hebt sie sich doch etwas mehr von der sterilen Region ab.

Bei einer kleineren Gruppe von *Dacrydium*, bei *D. Bidwillii* und Verwandten, schließt die Blüte die Achse nicht ab, sondern schon zur Blütezeit ist die Achse etwas über die Sporophylle verlängert. Ist nur ein Sporophyll vorhanden, so drückt die entwickelte Samenanlage diesen Achsenfortsatz ziemlich scharf zur Seite.

Auch bei Arten mit 2 Sporophyllen, wie *D. Colensoi*, schließt die Blüte die Achse nicht ab, und diese kann sich später vegetativ entwickeln, wie Zweige beweisen, welche in einiger Entfernung von der Spitze die Narben abgefallener Sporophylle zeigen.

Lateral sind schließlich die Blüten bei *D. taxoides* und bei *D. falciforme*; bei diesen bestehen sie aus einem sehr kurzen Zweiglein, das von der Basis an mit sparrigen Schuppenblättern besetzt ist; nur das obere Blatt, welches, fleischig und lang zugespitzt, frei herausgeschoben ist, wird zum Sporophyll.

Viel normaler als diese Blüten mit 1—2 Sporophyllen sehen die Strobili von *D. Franklinii* aus, welche terminal stehen und 4—8 Sporophylle haben, von denen aber meistens nur eines einen reifen Samen produziert.

Wir haben es also bei *Dacrydium*, sowie bei *Saxegothea* und bei *Microcachrys* mit einfachen ovulatragenden Sporophyllen zu tun.

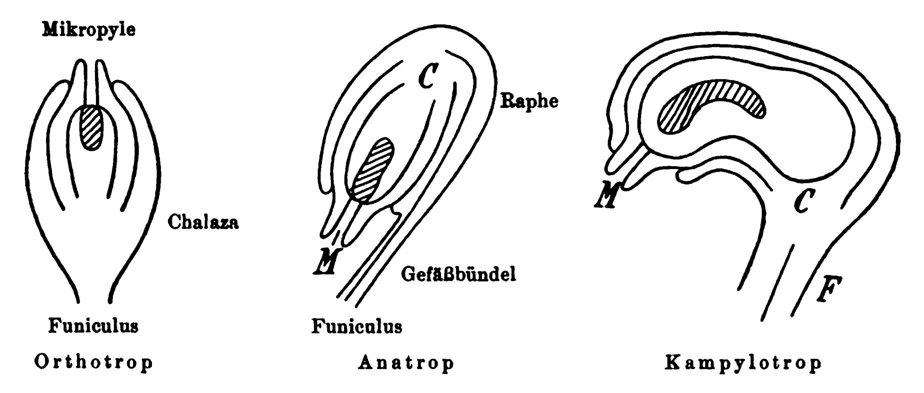
Es fragt sich jetzt: wie ist das Ovulum beschaffen?

Sehen wir zunächst einmal, welche Arten von Ovulis es gibt.

Die meisten Ovula besitzen einen Nucellus (Makrosporangium), welcher von einem oder zwei Integumenten umkleidet wird. Diese Integumente liegen größtenteils frei um den Nucellus herum, sind aber an dessen morphologischer Basis mit diesem verwachsen. Diese letztere Stelle heißt Chalaza (C).

Die Integumente lassen an der morphologischen Spitze des Nucellus eine Oeffnung frei: die Mikropyle, welche dem Pollen resp. dessen Schläuchen Zugang zum Nucellus und so schließlich zum Embryosack gewährt (Makrospore). Die Ovula sind meistens mittels eines Stielchens, des Funiculus (F) oder Nabelstranges, mit der Placenta verbunden. Die Stelle, mit welcher das Ovulum an dem Funiculus oder bei dessen Fehlen unmittelbar an der Placenta befestigt ist, heißt Hilum.

Ein Ovulum ist weiter gerade, atrop oder orthotrop, wenn die Mikropyle dem Hilum gerade gegenüber, der Nucellus also in der Verlängerung des Funiculus liegt.



Orthotrop Anatrop Kampylotrop

Das Ovulum ist umgewendet, gegenläufig oder anatrop, wenn der Nucellus mit den Integumenten von seiner Basis an umgewendet ist und das Integument mit dem Funiculus der Länge nach an der sogenannten Naht oder Raphe verwachsen zu sein scheint. Hingegen heißt das Ovulum krummläufig, kampylotrop oder kamptotrop, wenn der Nucellus samt den Integumenten gekrümmt ist. Unsere Frage, welcher Art das Ovulum von *Dacrydium* ist, muß demnach mit der Bezeichnung anatrop beantwortet werden.

Dieser Ansicht huldigt Pilger nicht. Seiner Anschauung nach hat das Ovulum von *Podocarpus* nicht zwei, sondern ein Integument, und das Gebilde, welches wir als äußeres Integument auffassen, ist eine Bildung des Sporophylls, welche er Epimatium nennt.

Das Ovulum soll nun nach Pilger bei den höheren Formen von *Dacrydium* das Sporophyll verlassen und auf dem Epimatium inseriert sein, es läge dann in dem Epimatium ein fertiler adaxialer Blattlappen vor, etwa wie wir dies bei *Sphenophyllum* kennen gelernt haben.

Ich muß gestehen, daß Pilgers Auseinandersetzungen mich nicht überzeugt haben, und ich erblicke in dem Epimatium nur das zweite, einseitig ausgebildete Integument eines anatropen Ovulums. Die Figuren, welche Pilger zur Stütze seiner Ansicht verwendet, sind alle verhältnismäßig alten Entwickelungsstadien entliehen, welche sekundären Veränderungen unterworfen gewesen sein können. Nur ganz junges Material und Berücksichtigung des Gefäßbündelverlaufes können hier entscheiden,

und da scheint es mir bei *Saxegothea* wenigstens außer Zweifel, daß wir es nur mit einem anatropen Ovulum zu tun haben, dessen äußeres Integument nur an der freien Seite des Ovulums entwickelt ist, wie dies bei anatropen Ovulis überhaupt üblich ist.

Weitere Untersuchungen sind aber, zumal bei anderen *Podocarpeen* äußerst erwünscht, denn es wird sogar die Ansicht verteidigt, daß das Epimatium eine Samenschuppe sein soll, etwa wie bei den *Abietineen*. Diese Deutung, welche auf eine nähere Verwandtschaft von *Podocarpeen* und *Abietineen* hinweisen würde, halte ich aber schon an und für sich, aber auch wegen der großen Differenzen, welche diese zwei Gruppen in der x-Generation zeigen, für recht unwahrscheinlich. Von der Entwickelung und Beschaffenheit der

weiblichen x-Generation

ist aber bei *Dacrydium* nichts bekannt, so daß wir jetzt zur Besprechung der Gattung

Podocarpus

übergehen können. Diese Gattung umfaßt Arten von sehr verschiedener Größe; so sind z. B. *P. alpinus* und *P. nivalis* nur niedrige Sträucher, während *P. cupressina* zu den Waldriesen Javas gehört und eine Länge von 50 m bei einem Stammdurchmesser von 2 m erreichen kann. Ueber die geographische Verbreitung von *Podocarpus* sagt Pilger:

„Die zahlreichen Arten der Gattung sind in den Tropen der alten und neuen Welt verbreitet, besonders in den Gebirgswäldern. Die Verbreitungsgrenzen der Gattung, auch über die Tropen hinaus, werden in folgenden Gebieten erreicht: in Chile, wo *P. nubigenus* bis mindestens 48° in Südchile vordringt, auf Neu-Seeland, wo z. B. *P. totarra* sich auch auf Stewart Island findet, auf Tasmanien, in Westaustralien (*P. Drouynianus*), in Kapland (*P. elongatus*, im Südosten *P. latifolius* bis Natal, dann wieder im südlichen Seengebiet Ostafrikas), in Japan auf Nippon (*P. nagi*, *P. macrophyllus*). Die einzelnen Gruppen von *Podocarpus* zeigen zusammenhängende Verbreitungsgebiete:

a) Sektion *Dacrycarpus*. Die Verbreitung fällt fast mit der von *Dacrydium* zusammen[1]), außerdem Java[2]) und Süd-Celebes. Auf Tasmanien fehlt die Sektion.

b) Sektion *Nageia*. Die Gruppe ist einmal im Monsungebiet vom tropischen Himalaya bis nach Borneo, Java, Celebes, den Molukken und Neu-Guinea verbreitet, dann im mittleren und südlichen Japan. Zwei zweifelhaft zu dieser Sektion gehörige Arten kommen auf Neu-Caledonien und Viti vor.

c) Sektion *Stachycarpus*. Eine Gruppe von Arten (verwandt mit *P. spicatus*) ist im neuseeländischen Gebiet verbreitet, auf Neu-Caledonien, im antarktischen Waldgebiet und dann durch die tropischen Anden mit einer Art bis Costa-Rica; eine zweite Gruppe (verwandt mit *P. falcatus*) im tropischen Ostafrika bis zum östlichen Kapland, auf St. Thomé in Westafrika.

d) Sektion *Eupodocarpus*. Auch in dieser Sektion, die in den Tropen weit verbreitet ist, schließen sich verwandte Gruppen in

---

1) Jedoch nicht in Chile.

2) P. cupressina.

ihren Arealen aus: eine große Gruppe (verwandt mit *P. neriifolius*) geht durch das ganze Monsungebiet, Zentralchina und das südliche und mittlere Japan; eine Anzahl von verwandten Arten (*P. totarra* usw., *P. nubigenus*) sind im neuseeländischen Gebiet, auf Tasmanien, im antarktischen Waldgebiet verbreitet, eine größere Gruppe von verwandten Arten in Westindien, und ihnen schließen sich einige Formen der tropischen Anden an, sowie *P. Selloi* aus Südbrasilien.

Selten bilden die Arten reine oder fast reine Bestände. Dies wird z. B. erwähnt für *Podocarpus usumbarensis*, der in höher gelegenen Gebieten Usambaras (Magamba-Wald) in fast reinen Beständen auftritt; gleichfalls bildet *P. milanjianus* Bestände am Kenia. *P. elongatus* ist im Kapgebiet in ausgedehnten Waldungen vertreten oder ist wenigstens in Waldungen vorherrschend, desgleichen in Neu-Seeland *P. dacrydioides* in ausgedehnten Waldungen in sumpfigen oder feuchteren Gebieten der Ebene. Gewöhnlich sind die tropischen *Podocarpeen* in Bergwaldungen zerstreut, in denen sie allerdings wegen ihrer oft gewaltigen Dimensionen und ihres häufigen Vorkommens von großer Bedeutung sind. So sind die *Podocarpus*-Arten des tropischen Ostafrika auch in den Hochwaldungen zerstreut; im malayischen Gebiet, besonders im westlichen Teil von Java, bilden mehrere Arten, die prachtvolle Baumformen sind, einen wichtigen Bestandteil des höheren Bergwaldes (*P. amarus, P. neriifolius, P. cupressinus*).“

Ueber das Vorkommen auf Java mögen meine Notizen über eine Exkursion am 20. Juli 1899 auf den Gedeh einiges berichten.

„Nachdem ich von Tjibörröm aus während einer guten halben Stunde zu Pferde den Gedeh erklommen habe, steige ich ab, setze mich und betrachte die Flora in Ruhe.

Wo ich mich hingesetzt habe, erhebt sich über den moosbedeckten Boden fast ein Reinwuchs von *Podocarpus cupressinus*, in dessen Schutz die von den Sundanesen Pangan genannte baumartige *Araliacee* wächst. An den *Podocarpus*-Stämmen hinauf und über deren Zweige hinweg klettert *Lycopodium volubile*, während *Rhododendron javanicum*, die schöne Epiphyte, sich auf den *Podocarpus*-Zweigen angesiedelt hat. Im Moose am Boden wächst eine *Habenaria*-artige *Orchidee*, der gelbbraune Moosteppich wird von den roten Beeren der *Nertera depressa* etwas belebt. *Polypodia*, ein kleiner *Strobilanthes*, *Vaccinium*-Sträucher wachsen hier und dort, und einzelne *Alsophilae* geben einen nicht gerade überwältigenden Eindruck von Baumfarnen. An einem toten Stamme wächst ein Polster von *Nephrolepis tuberosa*, höher hinauf am selben Stamme ein ungewöhnlich breitblätteriges *Acrostichum* mit saftgrünen Blättern und langen sporentragenden Endspitzen. Die fast wagerechten *Podocarpus*-Zweige tragen dicke Moospolster, in denen sich verschiedene *Acrosticha* breit machen. Ich warte auf meine Kollegen, welche offenbar weit zurückgeblieben sind; sie werden von 7 Kulis begleitet, welche unser Gepäck für die Nachtunterkunft tragen. Da fängt ein Kidang, *Cervus muntjac*, an zu schreien, mit jenem eigentümlichen Laut, der in dieser Einsamkeit etwas Unheimliches hat.

Im Moose wachsen Keimpflanzen von *Podocarpus cupressinus*, kaum 1 dm hoch, und doch schon an ihren Wurzeln die von Janse beschriebenen Mycorrhiza-Knöllchen.“

Während hier fast ein Reinbestand von *Podocarpus* vorhanden war, sah ich sie am Malabar nur isoliert zwischen den Laubhölzern, dort aber zu wahren Riesen vereint.

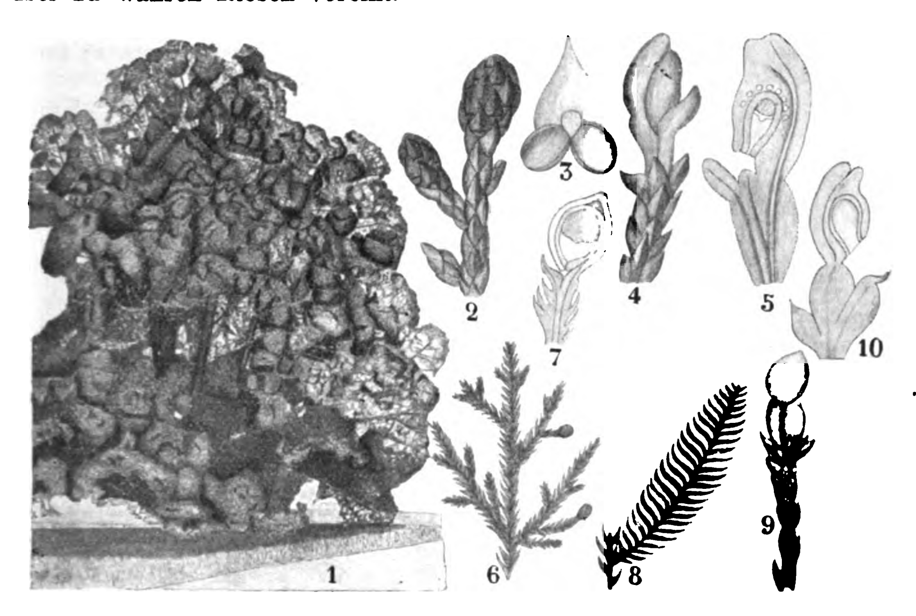


Fig. 35. 1 Podocarpus cupressinus, junges Exemplar, nach einer Photographie von Dr. HALLIER. 2—8 P. dacrydioides A. RICH., nach EICHLER. 2 Zweig mit terminalen männlichen Blüten. 3 Staubblatt, von innen gesehen. 4 Weiblicher Blütenzweig. 5 Weibliche Blüte im Längsschnitt. 6 Fruchtzweig. 7 Fruchtzweig im Längsschnitt. 8 Kurztrieb. 9 Längsschnitt einer weiblichen Blüte von P. Viellardii. 10 Fruchtzweig von P. dacrydioides, die beiden letzteren nach PILGER.

Die Gattung kann nach PILGER in folgender Weise in Sektionen zerlegt werden:

A. Ovulum mit dem Sporophyll verwachsen, das Sporophyll überragt das Ovulum mit einem kurzen stumpfen Ende, Blätter klein, schmal *Dacrycarpus* ENDL.
   Hierher: *P. imbricatus, P. Viellardii, P. dacrydioides.*

B. Epimatium des Ovulums nicht mit dem Sporophyll verwachsen, das Ovulum das kleine Sporophyll weit überragend. Die Blätter selten schuppenförmig, meistens gut entwickelt.
   a) Blätter schuppenförmig . . . . *Microcarpus* PILGER.
      Hierher: nur *P. ustus.*
   b) Blätter lineal-lanzettlich oder eiförmig.
      α) Blätter breit, breit-lanzettlich oder eiförmig, ganz oder fast ganz gegenständig . . . . *Nageia* ENDL.
         Hierher: *P. Wallichianus, P. Beccarei, P. Blumei, P. nagi; P. minor* und vielleicht *P. caesius* und *P. vitiensis.*
      β) Blätter linealisch oder lanzettlich, zerstreut.

I. Kein Receptaculum, weibliche Blüten ährenförmig, oder 1—2 Ovula an der Spitze abgekürzter Aehren . . *Stachycarpus* ENDL.
Hierher: *P. andinus, P. spicatus, P. ferrugineus, P. montanus, P. Harmsianus, P. amarus, P. usumbarensis, P. Mannii, P. gracilior* und *P. falcatus.*

II. Receptaculum stets gut entwickelt *Eupodocarpus* ENDL.
Hierher: *P. elatus, P. Novae-Caledoniae, P. spinulosus, P. Drouynianus, P. celebicus, P. affinis, P. costalis, P. theretiifolius, P. longifoliolatus, P. polystachyus, P. macrophyllus, P. neriifolius, P. Rumphii, P. Teysmannii, P. salignus, P. nubigenus, P. gnidioides, P. totarra, P. acutifolius, P. alpinus, P. nivalis, P. Parlatorei, P. Lambertii, P. glomeratus, P. macrostachyus, P. oleifolius, P. coriaceus, P. Selloi, P. Purdieanus, P. angustifolius, P. Urbannii, P. elongatus, P. latifolius* und *P. milanjianus.*

Die Blüten sind bei den *Podocarpus*-Arten wohl stets diöcisch. Betrachten wir zunächst die

männlichen Blüten.

Diese sind am einfachsten innerhalb der Sektion *Dacrycarpus*. Wie bei den meisten *Dacrydien*, stehen sie an den Spitzen von Laubzweigen;

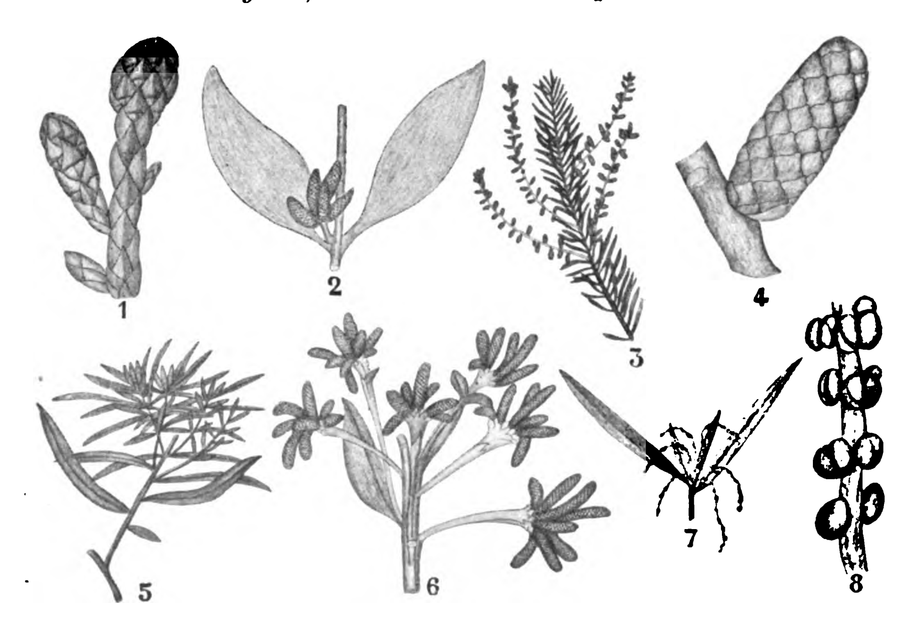


Fig. 36. Männliche Blüten von Podocarpus, nach HOOKER, EICHLER, BLUME und PILGER. 1 P. dacrydioides. 2 P. agathifolia. 3 P. spicatus, Infloreszenz. 4 P. spicatus, Einzelblüte. 5 P. Mannii. 6 P. glomeratus. 7 P. salignus. 8 Teil einer Einzelblüte von P. salignus, die völlige Reduktion der Sporophyllspreite zeigend.

die Mikrosporophylle bilden demnach einen terminalen Strobilus. Die Form des Mikrosporophylls ist von dem des Laubblattes nur wenig verschieden; jedes Mikrosporophyll trägt in der Nähe der Basis zwei

eiförmige Mikrosporangien. Die ♂ Blüten sind hier demnach nur sehr wenig in die Augen fallend (Fig. 36, 1).

Bei den übrigen *Podocarpus*-Arten stehen die ♂ Blüten einzeln oder zu mehreren (2—5) gebüschelt in den Achseln von Laubblättern. Die Einzelblüte ist an der Basis von trockenen oder starren, rundlichen, sterilen Schuppen umgeben; sind mehrere Blüten in der Laubblattachsel büschelig gestellt, so stehen die seitlichen Blüten in den Achseln einzelner Schuppen der Hülle.

Die Blüten sind schmalzylindrisch und bestehen aus zahlreichen, fast stets dicht gestellten, übereinander greifenden Mikrosporophyllen (Fig. 36, 4). Während der Anthese streckt sich die Achse, wodurch die Sporophylle auseinanderweichen, auch wird sie schlaffer, so daß die Blüten oft herabhängen.

Die längsten Blüten hat *P. elatus*; sie werden bei dieser Art bis 5 cm lang (bei 5 mm Dicke), während sie bei *P. nivalis* nur eine Länge von 4 mm erreichen.

Die Mikrosporophylle sind oft sehr blattähnlich (Fig. 37, 4), oft aber reduziert, so daß nur ein kleiner Höcker zwischen den Mikrosporangien übrig bleibt, ja bei *P. salignus* (Fig. 36, 8) ist das Mikrosporophyll sogar ganz abortiert. Die Achse der ♂ Blüte ist bei dieser Art fadenförmig, die kleinen, fast kugeligen Antheren stehen in kleinen Gruppen unregelmäßig längs der Achse, die beiden Sporangien sind nur durch eine flache Grube getrennt.

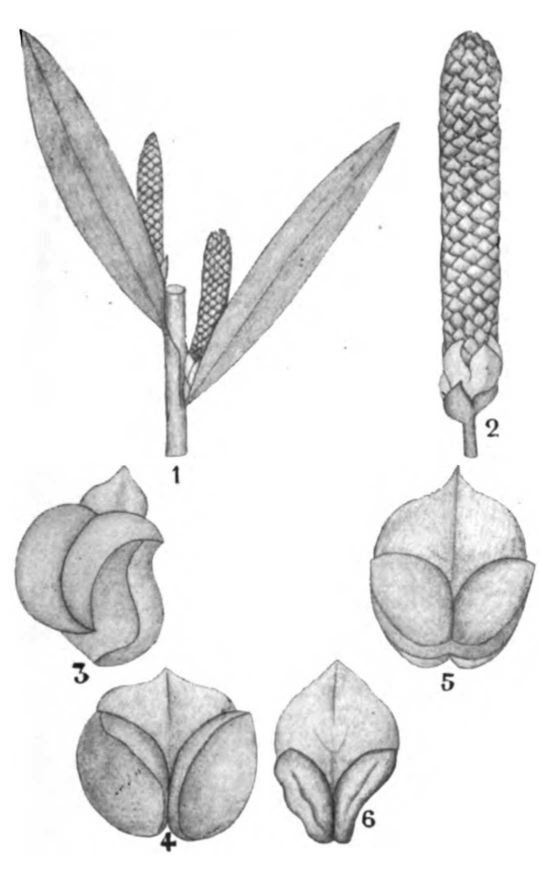


Fig. 37. Männliche Blüten und Mikrosporophylle von Podocarpus, 1, 2 nach Pilger, 3—6 nach Flora brasiliensis. 1, 2 P. macrostachyus Parl. 3—6 P. Selloi Klotzsch. 3 Geöffnete Mikrosporangien von der Seite. 4 Eben aufspringende Mikrosporangien von der Innenseite. 5 Solche ganz aufgesprungen. 6 Verwittert.

Bei *P. spicatus* (Fig. 36, 3) und Verwandten entsteht durch Reduktion der Blätter, in deren Achseln die Blüten stehen, ein ähriger Blütenstand.

Bei einer Anzahl von Arten sind die axillären Einzelblüten deutlich, wenn auch nur kurz, gestielt, z. B. bei *P. macrostachyus* (Fig. 37, 2). Die Basis der Blüten wird von einigen starren, lederigen Schuppen umgeben, welche in der Jugend die kugelige Blütenknospe völlig einhüllen. Bei anderen Arten stehen mehrere Blüten an der Spitze eines Stieles

gebüschelt, z. B. bei *P. glomeratus* (Fig. 36, 6); dieser Stiel ist also ein Kurztrieb.

Betrachten wir jetzt einmal die

weiblichen Blüten.

So wie die männlichen, stehen auch sie bei der Sektion

Dacrycarpus

terminal, bei den übrigen Sektionen axillär. Die einfachste weibliche Blüte treffen wir aber eigentlich bei der Sektion

Stachycarpus

an, und zwar bei *Podocarpus spicatus* (Fig. 38, 1—3).

Die weibliche Blüte ist hier ein Kurztrieb, an welchem in spiraliger Folge in gleichen Entfernungen Schuppenblättchen stehen, welche an der Achse herablaufen und auf ihrer adaxialen Seite je ein Ovulum tragen. Diese Kurztriebe sind etwa 4 cm lang und tragen 8 Sporophylle. In vielen Fällen aber sind sowohl bei *P. spicatus* wie bei der nächstverwandten Art (*P. andinus*) (Fig. 38, 4 bis 6) die unteren Blättchen dieser Kurztriebe steril.

P. andinus zeigt, sagt PILGER, ein doppeltes Verhalten; entweder stehen die weiblichen Blüten in Blattachseln und tragen nur an der Basis einige etwas entfernt voneinander stehende trockene Schuppenblätter (Fig. 38, 5), oder die Blüte setzt einen vorangehenden kurzen Laubsproß fort (Fig. 38, 4); dieser trägt an seiner Spitze eine Knospe, aus der sich die Blüte entwickelt, welche aber an ihrem unteren Teile noch einige,

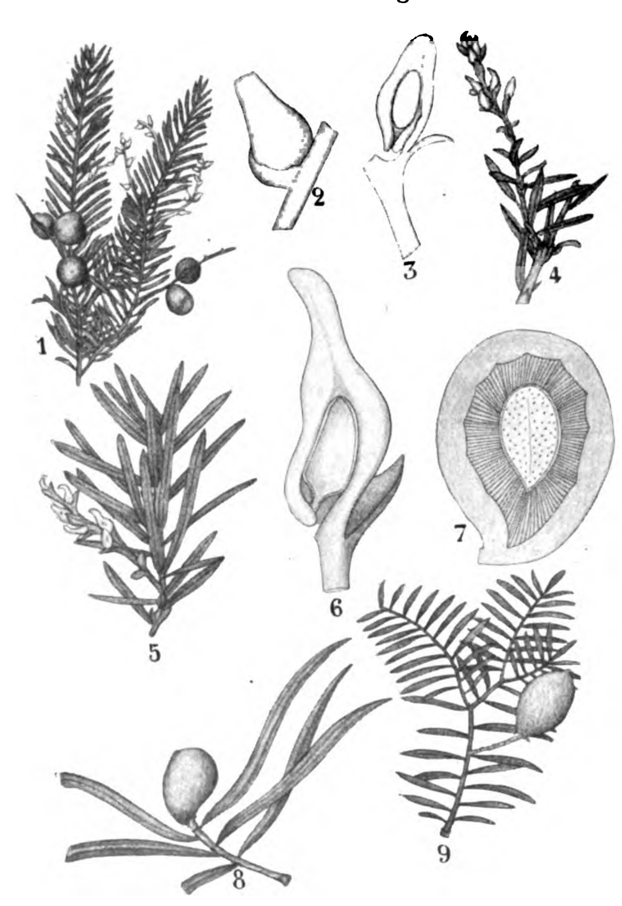


Fig. 38. Weibliche Blüten der Sektion Stachycarpus von Podocarpus. 1—3 P. spicatus. 1 Weiblicher Zweig, nach HOOKER. 2 Sporophyll mit Samen, nach HOOKER. 3 Dasselbe im Längsschnitt, nach EICHLER. 4—6 P. andinus, nach PILGER. 4, 5 Zweige mit weiblichen Blüten. 6 Sporophyll und Samen im Längsschnitt. 7, 8 P. Mannii, nach PILGER. 7 Samen im Längsschnitt, 8 weiblicher Zweig. 9 P. ferrugineus, nach PILGER. Fruchtzweig.

fast bis zur Größe der Laubblätter heranwachsende Blätter besitzt; darauf folgen einige Schuppenblätter und schließlich die Sporophylle. Die Blüte bildet also hier ein terminales, modifiziertes Zweiglein. Der Begriff und die Begrenzung der ♀ Blüte wird hier etwas unsicher; manchmal ist das ganze Zweiglein zur Blüte geworden, manchmal nur der obere Teil, wenn auch der untere Teil, der meist sterile Schuppenblätter von geringerer Größe als die der Laubblätter trägt, sich gleichfalls gegenüber den sterilen Teilen auszeichnet. Mehr noch wird der Unterschied der seitlichen und terminalen Blüte bei *P. Mannii* (Fig. 38, 8) verwischt. Hier steht eine Samenanlage terminal an einem kurzen Zweiglein, das an der Basis Narben von kleinen Schuppenblättern, im mittleren Teile aber einige wohlausgebildete Laubblätter trägt. Das begrenzte Zweiglein schließt ab mit einem äußerst kleinen Sporophyll, dessen Basalteil etwas verdickt ist und eine verhältnismäßig sehr große Samenanlage trägt. Gänzlich auf sehr kleine Schuppen reduziert sind die Blättchen an dem kurzen Stiel der Blüte bei *P. ferrugineus* (Fig. 38, 9). Die ganze Blüte besteht hier nur aus einer kurzen Achse mit einem einzigen Sporophyll.

Ueberhaupt ist in der Sektion *Stachycarpus* die Tendenz zur Reduktion der Anzahl der Samenanlagen vorhanden; bei *P. spicatus* sind ca. 8, bei *P. montanus* und *P. amarus* 2—3, bei den anderen Arten ist 1 Sporophyll vorhanden. Damit hängt eine wechselnde Ausbildung des Zweigleins zusammen, das bei *P. spicatus* manchmal überhaupt nur Sporophylle trägt, während bei den anderen Arten der Teil unterhalb des Sporophylls teils als beblättertes Zweiglein, wie bei *P. Mannii* (Fig. 38, 8), teils als beschuppter Stiel, wie bei *P. ferrugineus* (Fig. 38, 9), ausgebildet ist.

Bei der Sektion

Dacrycarpus

stehen die weiblichen Blüten ebenso wie die männlichen terminal. Die weibliche Blüte ist hier stark reduziert. Sie besteht meistens aus nur 2 (Fig. 35, 9), selten aus 3 Sporophyllen, welche an der äußersten Spitze des Zweiges sitzen, und von denen gewöhnlich nur eines ein Ovulum bildet. Dieses Ovulum ist ganz mit dem Sporophyll verwachsen und so inseriert, daß die stumpfe Spitze des Sporophylls noch etwas über das Ovulum hervorragt.

Bei dieser Gruppe entwickelt sich aber ein an den angeschwollenen Blütenstiel von *Anacardium* erinnerndes Receptaculum. Dies wird von den fleischig gewordenen, unter sich verwachsenen unteren Teilen sowohl des fertilen wie der sterilen Sporophylle gebildet. Die unverdickten Spitzen der sterilen Sporophylle ragen noch über diese fleischige rote Masse hervor.

Dieses Receptaculum, welches auch in der Sektion *Eupodocarpus* hoch entwickelt ist, hat jedoch keinen systematischen Gruppenwert, denn in der Sektion

Nageia

kommen sowohl Arten mit wie ohne Receptaculum vor.

So besteht bei *P. Nagi* (Fig. 39, 5) die weibliche Blüte aus einem etwa 1 cm langen holzigen Zweiglein, welches nur kleine, bald abfallende, schuppenförmige Blättchen trägt, von denen das obere[1]), etwa 3 mm lange ein fertiles Sporophyll darstellt. Hier ragt das Ovulum, welches sehr hoch auf dem Sporophyll inseriert ist, weit über dasselbe

1) Bisweilen die beiden oberen (vergl. Fig. 39, 3).

hervor. Bei *P. Blumei* (Fig. 39, 1) hingegen ist der obere Teil des Zweigleins infolge der Anschwellungen der Schuppenblätter zu einem Receptaculum verdickt, an welchem die häutigen Spreiten der Schuppenblätter ca. 2 mm lang frei abstehen; auch diese Art bildet ein Receptaculum, welches aber von dem der Sektion *Eupodocarpus* dadurch abweicht, daß sein Stiel nicht nackt ist, sondern rudimentäre Schuppenblätter trägt, und daß die Schuppen am Receptaculum nicht gekreuzt, sondern in größerer Zahl spiralig stehen.

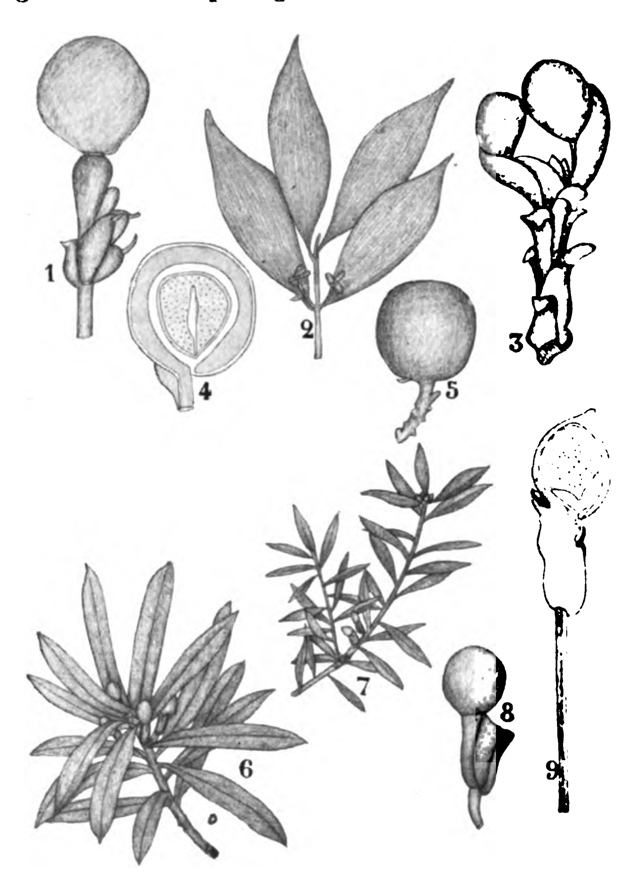


Fig. 39. Weibliche Blüten von Podocarpus, 1—5 der Sektion Nageia, 6—9 der Sektion Eupodocarpus. 1 Weibliche Blüte von P. Blumei, nach PILGER. 2 Männlicher Zweig von P. Wallichianus, nach PILGER. 3—5 P. Nagi, nach SIEB. et ZUCC. 3 Biovulate weibliche Blüte. 4—5 Samen, 4 längsdurchschnitten. 6 P. latifolius, nach HOOKER. 7. P. Urbanii, nach PILGER. 8. P. milanjianus, nach PILGER. 9. P. Lambertii, Längsschnitt der weiblichen Blüte, nach Flora brasiliensis.

Bei der Sektion

Eupodocarpus

können wir zwei, auch geographisch getrennte Gruppen unterscheiden.

Bei der ersteren, zu welcher *P. macrophyllus* (Fig. 40, 1—5), *P. neriifolius* (Fig. 40, 6—8) und *P. elatus* (*P. ensifolius*, Fig. 40, 13—17) gehören, fängt die Blüte mit 2 sterilen, nicht verdickten Vorblättern an,

auf sie folgen eine größere oder geringere Zahl dekussierter Sporophylle mit mehr oder weniger zu einem Receptaculum verwachsenen fleischigen Basen, von denen eine, sogar bei derselben Art variable, größere oder geringere Zahl fertil ist.

Bei der anderen Gruppe (Fig. 39, 6—9) fehlen die beiden sterilen Vorblätter. *P. spinulosus* (Fig. 40, 9—12) und *P. Drouynianus* bilden aber zwischen beiden Gruppen den Uebergang, indem bei ihnen die beiden Vorblätter das eine Mal an der Bildung des Receptaculums beteiligt sind, das andere Mal nicht.

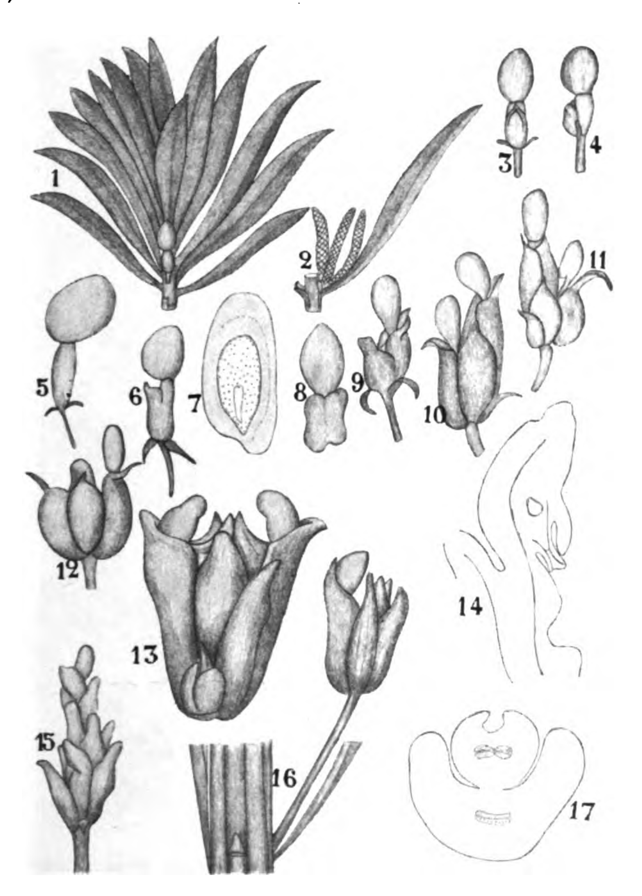


Fig. 40. Weibliche Blüten von Podocarpus der Sektion Eupodocarpus. 1—5 P. macrophyllus, nach PILGER, 2 männliche Blüten. 6—8 P. neriifolius, nach BLUME und PILGER. 9—12 P. spinulosus, nach PILGER. 13—17 P. elatus (P. ensifolius), nach GOEBEL.

Es bleiben nun noch die x-Generationen von *Podocarpus* zu besprechen übrig. Sie wurden von W. C. COKER, Notes on the gametophytes and embryo of Podocarpus, Bot. Gaz., XXXIII, 1902, p. 89—105, untersucht, später auch von JEFFREY und CHRYSLER, The mikrogametophyte of the Podocarpineae, American Naturalist, XLI, 1907, p. 355—364, ein Aufsatz, der mir unzugänglich geblieben ist, sowie von BURLINGAME, The staminate cone and male gametophyte of Podocarpus,

Bot. Gaz., XLVI, 1908, p. 161—176. Die männliche x-Generation werde ich nach BURLINGAME, die weibliche nach COKER behandeln.

Die ♂ x-Generation.

Untersucht wurden *P. totarra Hallii*, *P. nivalis* und vielleicht *P. elongata* (Aufschrift unterwegs verloren gegangen). Ein Querschnitt des männlichen Kegels zeigt 10—12 Sporophylle (Fig. 41, 1), ein jedes

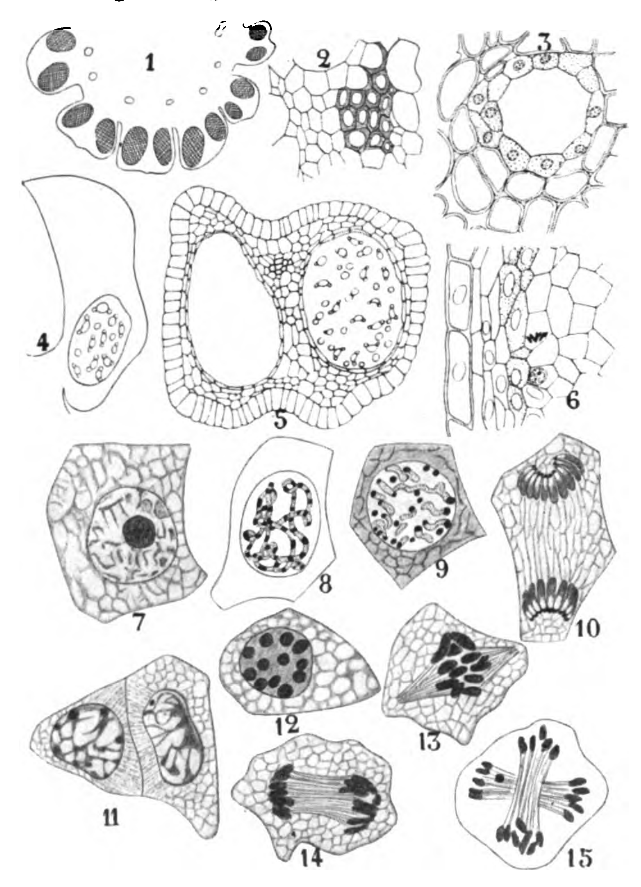


Fig. 41. Podocarpus, Bildung der Mikrosporen nach BURLINGAME. 1, 3, 6, 7—15 Podocarpus spec. 2, 4, 5 Podocarpus totarra Hallii. Erklärung im Text.

mit 2 Sporangien. Das Gefäßbündelsystem ist nur schwach entwickelt, zeigt aber ein deutlich endarches, kollaterales Bündel (Fig. 41, 2) korrespondierend mit jedem Sporophyll. Gerade außerhalb dieses Bündels findet sich ein Harzkanal (Fig. 41, 1, 3). Die Sporophylle sind, von oben gesehen, etwas spatelförmig, mit ziemlich abgerundeter Spitze (Fig. 41, 4); ein einziges schwach entwickeltes Gefäßbündel durchläuft die obere Hälfte des zentralen sterilen Septums (Fig. 41, 5) und wird bisweilen begleitet von einem darunter gelegenen, also zwischen die Sporangien verlaufenden Harzkanal. Die Sporangiumwand ist meistens an der freien Seite 4—5 Zellen dick (Fig. 41, 6). Ein oder zwei der inneren Schichten

sind schwach als Tapetum differenziert, dieses hat schon seine Funktion verloren, wenn die Luftsackbildung anfängt.

Die Differenzierung der Sporen verläuft normal (Fig. 41, 7—15). Der Kern der Mikrospore ist groß (Fig. 42, 1), und es bildet sich darin bei der Teilung ein kurzes Spirem (Fig. 42, 2). Eine oder zwei Prothalliumzellen werden dann abgeschnitten, und eine generative Zelle (Fig. 42, 4) wird gebildet. Die beiden Prothalliumzellen können sich

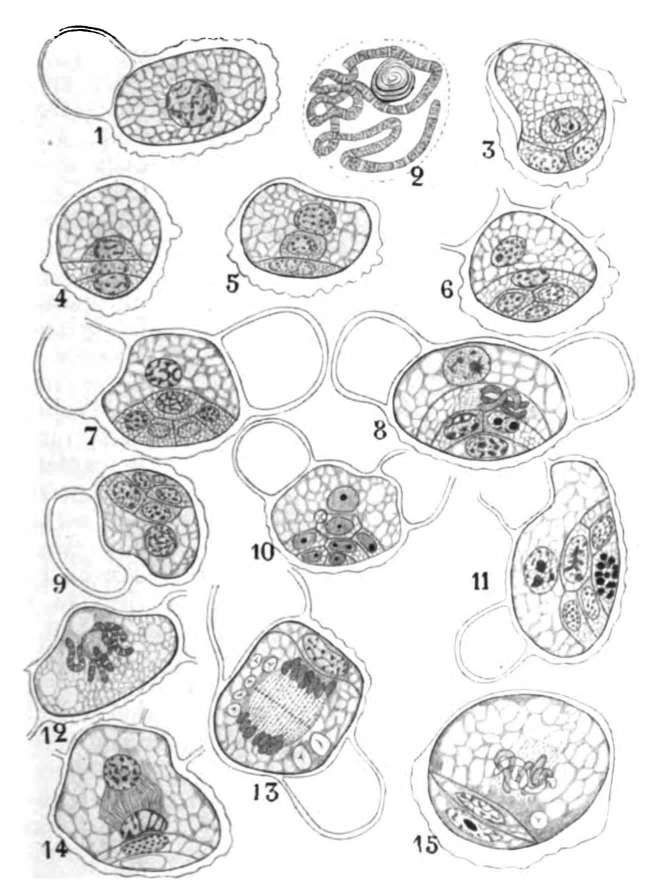


Fig. 42. **Podocarpus**, Keimung der Mikrosporen nach BURLINGAME. 2, 12, 13, 14, 15 P. **nivalis**, alle übrigen P. **totarra Hallii**. Erklärung im Text.

teilen oder ungeteilt bleiben, ja es können sich bis 8 Prothalliumzellen bilden, welche dann in zwei Etagen liegen. Die Prothalliumzellen degenerieren nicht. Die generative Zelle teilt sich in Stielzelle und Körperzelle **transversal** (Fig. 42, 8) und bildet wahrscheinlich zwei männliche Energiden ohne Cilien, von welchen nach COKER jedoch eine degeneriert.

Die Zahl der Chromosomen in der 2x-Generation ist 24, in der x-Generation 12, wie bei allen anderen Gymnospermen ausgenommen *Taxus* (16 und 8, STRASBURGER) und *Sequoia* (32 und 16, LAWSON).

Befruchtung und weibliche 2x-Generation.

Noch bevor Archegoninitialen im Prothallium sichtbar sind, hat der Pollenschlauch das Prothallium erreicht. Sobald dies der Fall ist, verbreitert sich die Spitze des Pollenschlauches, ja, falls nur ein Pollenschlauch vorgedrungen ist, kann sie sich so sehr verbreitern, daß sie die ganze Spitze des Prothalliums bedeckt. Die Körperzelle und der Nucleus der Stielzelle befinden sich dann an der Spitze des Pollenschlauches (Fig. 43, 1), wo sich die Körperzelle in zwei Spermenergiden ohne Cilien teilt, von denen jedoch eine degeneriert (Fig. 43, 2, 3). Es wird nur ein Prothallium gebildet offenbar in normaler Weise; um die Makrospore herum ist kein schwammiges Gewebe vorhanden. Eigentümlich ist die Beobachtung, daß in dem einzigen Falle, in welchem 2 Prothallien in einem Ovulum vorhanden waren, das eine von ihnen Tracheiden enthielt (Fig. 43, 10), ein Vorkommen, welches bei apogamen Farnprothallien bekannt war, bei höheren Pflanzen bisher aber nicht beobachtet wurde.

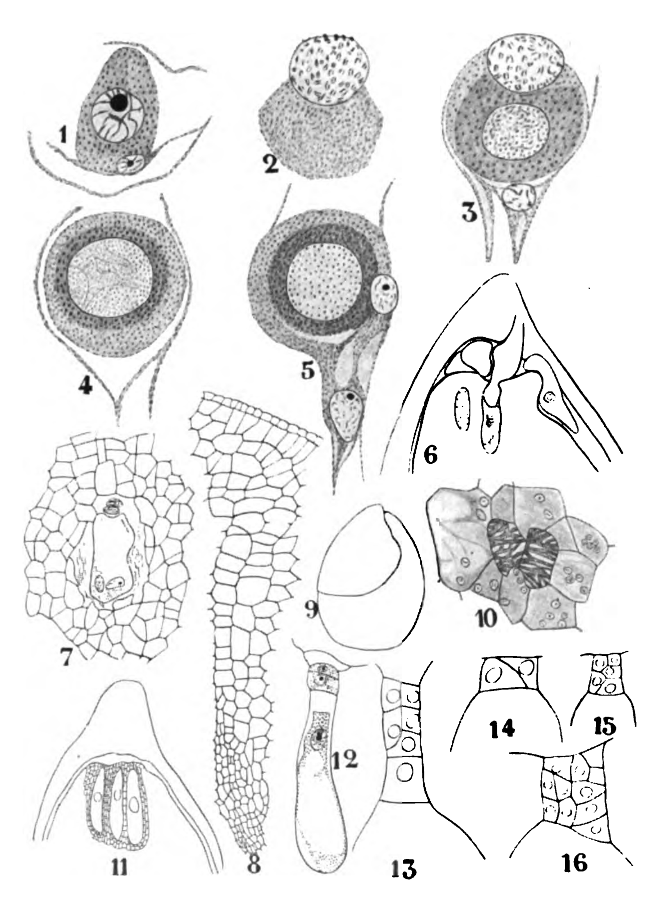


Fig. 43. Befruchtung und weibliche x-Generation von Podocarpus, wahrscheinlich P. coriacea, nach Coker. Erklärung im Text.

Das Prothallium bildet eine auffallende Epidermisschicht (Fig. 43, 8) an seiner Oberfläche, welche offenbar sekretorische Tätigkeit hat.

Es werden 7—11 Archegonien gebildet, welche alle am mikropulären Ende des Prothalliums ausmünden (Fig. 43, 11). Ganz auffallend ist die große Variabilität in der Anzahl der Halszellen (Fig. 43, 12—16), die Zahl wechselt nämlich von 2 bis 25. Das gewöhnlichste Vorkommen ist vielleicht 3 Etagen zu je 4 Zellen. Das Archegonium ist von einer Schicht zu Mantelzellen differenzierter Prothalliumzellen umgeben. Zwei große kinoplasmatische Massen sind meistens im reifen Archegon (Fig. 44, 1) vorhanden, die eine im Kontakt mit dem Eikern oder sogar diesen einhüllend, die andere in der Nähe der Basis.

Der Kern der Bauchkanalzelle ist vom Eiplasma nicht durch eine Querwand getrennt. Sie bleibt noch einige Zeit nach der Befruchtung bestehen, kann sich sogar teilen und spielt vielleicht eine Rolle bei der Ernährung des Embryos.

Coulter und Chamberlain hatten 1901 (p. 98) auf die Möglichkeit hingewiesen, daß Bauchkanalnucleus und Einucleus in gewissen Fällen fusionieren könnten, was ein Parallelfall sein würde zu den bekannten Beobachtungen von Boveri, der bei *Ascaris* Fälle von Verschmelzung des Eikerns mit dem Kern eines Polkörperchens sah und daraus schloß, daß Parthenogenese die Folge von Befruchtung durch den Kern des zweiten Polkörperchens sei. Da das Polkörperchen ein reduziertes Ei ist und der Bauchkanalzellnucleus ebenfalls als ein solches aufgefaßt werden kann, ja, da nach Coulter und Chamberlain es sogar sehr möglich ist, daß in gewissen Fällen die Bauchkanalzelle noch befruchtet wird, wären die tierischen Vorkommnisse mit diesem Falle homolog. Nun hat Coker bei *Podocarpus* zwar wohl Bauchkanalnucleus mit Einucleus in Kontakt gesehen, nie aber Fusion beobachtet; er hat wohl Teilung beider Kerne in eine große Zahl von Fragmenten, aber nie einen Embryo gesehen in einem Archegon, zu welchem kein Pollenschlauch vorgedrungen war. Da gerade bei *Podocarpus*, wo Bauchkanalnucleus und Einucleus in derselben Plasmamasse liegen, die Fusion beider ein leichtes wäre, so spricht dies entschieden nicht für Coulter und Chamberlains Annahme.

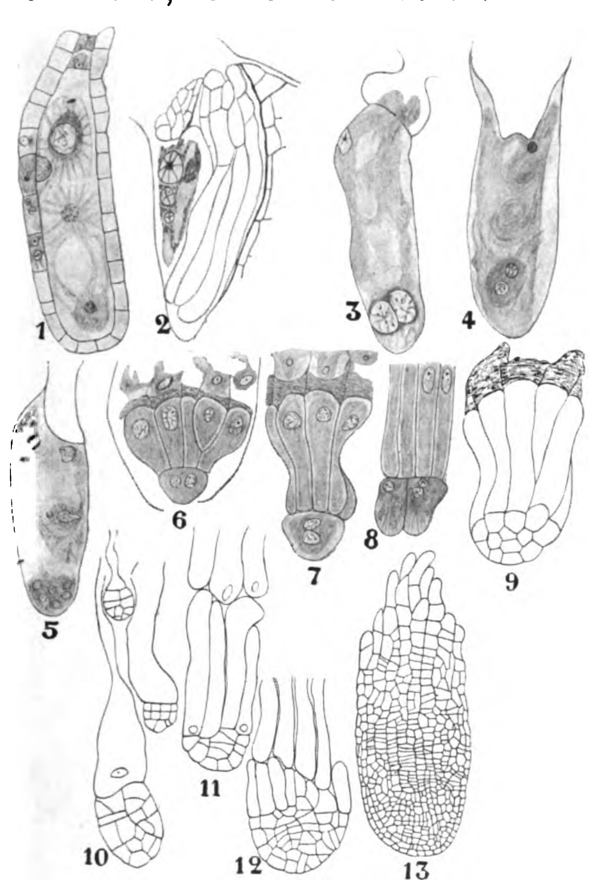


Fig. 44. Podocarpus, wahrscheinlich P. coriacea, nach Coker. 1 Archegon. 2—13 Embryobildung. Weitere Erklärung im Text.

Der Zygotenucleus begibt sich nach der Basis des Archegons und teilt sich dort in 2, 4, 8, 16 Kerne (Fig. 44, 3—5). Anfänglich ist um diese Kerne kein Plasma differenziert, schließlich degeneriert aber das Plasma im oberen Teil des Archegons, und die 16 freien Kerne liegen in einer dichten Plasmamasse an der Basis des Archegons. Diese ordnen

sich, wie bei allen *Coniferen*, indem sie sich mit Zellwänden umgeben, in drei Etagen (Fig. 44, 6). Die obere Etage ist hier eine Rosette, welche meistens aus 14 Kernen besteht, sie sind voneinander durch Zellwände getrennt, aber nach oben zu fehlen diese Wände, so daß sie in offener Kommunikation mit dem Archegonplasma stehen. Auch die zweite Etage besteht aus 14, jedoch völlig geschlossenen Zellen, welche zum Embryoträger auswachsen (Fig. 44, 7), die untere Etage besteht aus nur einer Zelle, welche jedoch 2 Kerne hat (Fig. 44, 7); aus dieser Zelle entsteht der Embryo; zwischen den Suspensoren und der Rosette wird eine dicke Zelluloseschicht (Figur 44, 7) gebildet, was bei anderen *Coniferen* nicht vorkommt. Die Embryozelle teilt sich wahrscheinlich übers Kreuz zunächst in 4 Zellen und kann sich weiter zu einem Embryo entwickeln. Es kommt aber auch vor, daß der Embryo mitsamt den Suspensoren in vier Stücke zerrissen wird, in welchem Fall 4 Embryonen aus einem Archegon hervorgehen (Fig. 44, 10).

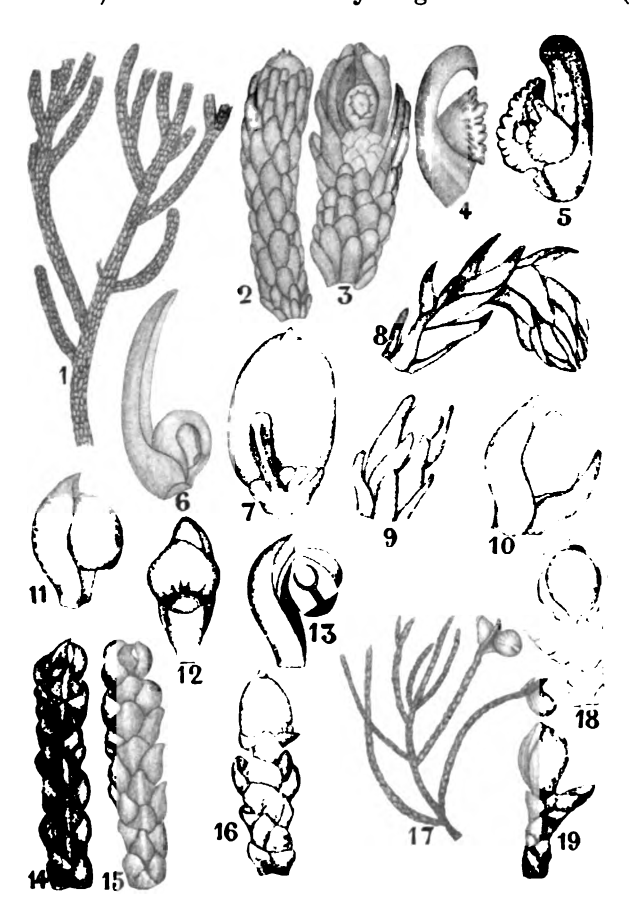


Fig. 45. Früchte von Dacrydium. 3—6 nach BROGN. u. GRIS., die übrigen nach PILGER. 1—7 D. dacrydioides. 8—13 D. cupressinum. 14—16 D. Fonkii. 17—19 D. Bidwillii.

Die Etagenbildung in der Zygote ist offenbar eine Anpassung an die obwaltenden Verhältnisse, indem die Rosette die erste Ernährung besorgt, das Archegonplasma aussaugend, die sich streckenden Suspensoren aber den Embryo in das Prothallium hineindrücken, wo er diesem Prothallium die weiter nötige Nahrung entnehmen kann.

Bevor wir nun die *Podocarpeen* verlassen, muß noch etwas über die

Frucht- und Samenbildung

gesagt werden.

Bei *Saxegothea* wird ein vollkommener Zapfen gebildet (Fig. 27, 2). Die Frucht ist unregelmäßig rundlich, etwa 1 cm lang. Sie enthält nur

5—6 Samen, die übrigen Samenanlagen bleiben unentwickelt. Die Sporophylle der entwickelten Samen schwellen an der Basis an und umgeben, verwachsend, den reifen Samen vollständig, so daß dieser nicht über das Sporophyll heraustritt. Die Frucht ist außen durchgehends mit einer lederig-harten Haut bekleidet, die aus den Sporophyllen zusammengesetzt ist, deren freie Spitzen noch an der Frucht sichtbar sind. Die Samen liegen in Höhlungen in der Frucht, die sie gänzlich ausfüllen. Die Frucht öffnet sich schließlich, indem die einzelnen Sporophylle wieder weit auseinanderklaffen, so daß die Samen herausfallen können.

Bei der Zapfenbildung von *Microcachrys* (Fig. 30, 5) werden die Samen nicht von den Sporophyllen eingeschlossen, sondern treten mit ihrem Basalteil zwischen den Sporophyllen hervor.

Bei allen anderen *Podocarpeen* stehen die Samen frei und überragen ihre Karpelle.

Die Ausbildung der Samenschale hängt wesentlich davon ab, welchen Anteil das Epimatium, besser gesagt, das äußere Integument, an ihrer Bildung nimmt; dies bleibt entweder mit dem inneren Integument dauernd verbunden und bildet mit ihm zusammen die Samenschale, oder die Samenschale wird nur vom inneren Integument gebildet, der Same überragt das äußere Integument an Länge und fällt meist aus ihm heraus.

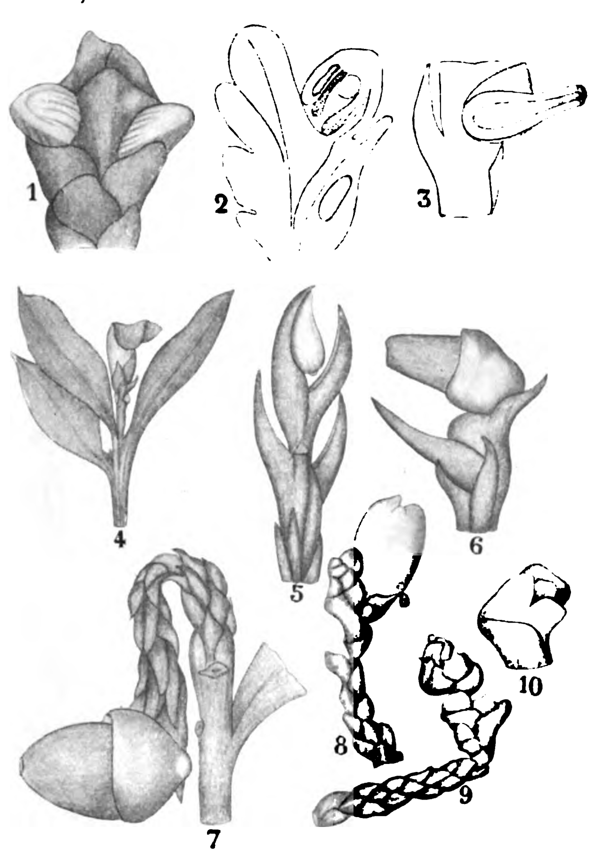


Fig. 46. Früchte von Dacrydium. 1, 2 nach GOEBEL, alle übrigen nach PILGER. 1, 2 D. Colensoi. 3—7 D. falciforme. 8—10 D. Franklinii.

Letzteres ist bei den meisten Arten von *Dacrydium* der Fall. So ist z. B. bei *D. cupressinum* (Fig. 45, 6) die jüngere Samenanlage mit der Mikropyle nach unten gewandt und völlig vom äußeren Integument umgeben. Der reifende Same richtet sich auf und drückt das äußere Integument und das Sporophyll rückwärts, bis er schließlich fast aufrecht steht; der Same ist eiförmig, mit einer dicken, vom inneren Integument gebildeten Testa versehen, die ziemlich fest knochig ist und eine glänzende Epidermis besitzt. Die Mikropyle ist noch als kurzer gerader Fortsatz an der Spitze sichtbar. Das äußere Integument bedeckt als derbe lederige Schicht nur noch den inneren, dem Sporophyll zugewandten Teil der

Samenanlage und ist nach außen offen; es erreicht etwa ein Drittel der Länge des Samens. Da das äußere Integument mit dem Sporophyll breit verwachsen ist, bleibt es an diesem sitzen, wenn der Samen herausfällt.

Aehnlichen Verhältnissen begegnen wir bei anderen *Dacrydium*-Arten.

Im Zusammenhang mit dem Samen bleibt das äußere Integument bei *Microcachrys* und *Saxegothea*. Während bei ersterer Gattung das Epimatium die junge Samenanlage bis zur Spitze einhüllt (Fig. 31, 7), umgibt es bei letzterer als häutiger Saum nur die Basis des Samens (Fig. 29a, 9); aus dem inneren Integument allein wird die Testa des Samens gebildet. Der Same ist fast so lang wie das Sporophyll, im Umriß oval und liegt dem Sporophyll mit der abgeflachten Unterseite auf, die Oberseite ist gewölbt, läßt aber einen Kiel in der Mitte erkennen. Der Same löst sich mit dem äußeren Integument zusammen vom Sporophyll ab.

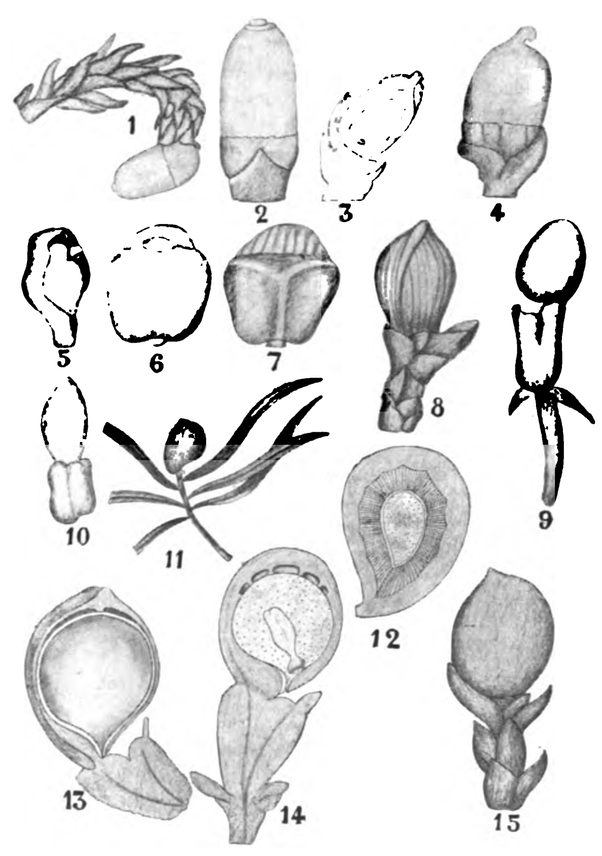


Fig. 47. Früchte von Podocarpeen. 1—3 Dacrydium cupressinum, nach PILGER. 4 D. laxifolium HOOK., Sporophyll mit Same, letzteres an der Basis vom Epimatium umgeben, nach PILGER. 5 D. Fonkii (PHIL.) BTH., nach PILGER. 6, 7 Microcachrys tetragona (HOOK.) HOOK. f., nach PILGER. 8 Dacrydium Bidwillii, nach PILGER. 9 Podocarpus neriifolius, nach BLUME. 10 Idem, nach PILGER. 11, 12 Podocarpus Mannii HOOK. f., nach PILGER. 13 P. imbricatus BLUME, nach PILGER. 14 P. dacrydioides RICH., nach PILGER. 15 P. ustus BROGN. et GRIS., nach PILGER.

Für den Samen von *Saxegothea*, der in der Frucht eingeschlossen ist, hat das äußere Integument gleichfalls keine Bedeutung als schützendes Organ.

Den Schutz des Samens, den bei den bisher erwähnten Arten die aus dem inneren Integument gebildete Testa übernahm, bildet das äußere Integument bei denjenigen Arten von *Dacrydium*, die *Podocarpus* am nächsten stehen, bei *D. Bidwillii* und Verwandten (Fig. 45, 17—19). Die Samen unterscheiden sich mehr in ihrer Größe als in der Struktur von der Samenanlage. Das äußere Integument bleibt dick-lederig; das innere häutige verstärkt sich am Samen nicht, sondern behält dieselbe Konsistenz. Hier fällt der Same mitsamt dem äußeren Integument ab.

Bei der Gattung *Podocarpus* nimmt das äußere Integument, welches mit dem inneren verwachsen ist, stets an der Bildung der Samenschale teil, deren äußere Schicht es ausmacht. Die Sektion *Eupodocarpus* besitzt ein Verbreitungsmittel der Frucht in dem fleischigen Receptaculum, das zur Reifezeit der Samen gewöhnlich bedeutend anschwillt, zugleich auch durch eine rote Farbe auffällt; es enthält einen süßlichen Saft und wird von Vögeln gefressen, die so den daran haftenden Samen verschleppen. Charakteristisch ist für die Sektion, daß am Samen inneres und äußeres Integument meistens nicht sicher zu unterscheiden sind, beide zusammen bilden eine lederig-fleischige Testa. Seltener ist die innere Schicht der Samenschale, die vom inneren Integument herrührt, ziemlich knochig verhärtet, z. B. bei *P. coriaceus*.

Die Sektion *Stachycarpus* entbehrt des Receptaculums; der Same, dessen Schale aus den beiden Integumenten gebildet ist, fällt leicht bei der Reife von dem im Verhältnis zum Samen meist äußerst kleinen Sporophyll ab. Die Samen können hier sehr groß werden, bei *P. Mannii* (Fig. 47, 13) bis 3,5 cm lang, während sie in der Sektion *Eupodocarpus* meistens nur 1 cm lang sind. Allen Arten von *Stachycarpus* ist gemeinsam die Ausbildung einer dicken Steinschale im Samen, die aus dem inneren Integument hervorgeht, während die lederig-fleischige Außenschicht dem äußeren Integument entstammt.

Bei der Sektion *Dacrycarpus* nimmt auch das Sporophyll, mit dem, wie wir sahen, das Sporophyll seiner ganzen Länge nach verwachsen ist, an der Bildung der Frucht teil; es ist nämlich z. B. bei *P. imbricatus* auch am Samen das angewachsene Sporophyll noch deutlich kenntlich (Fig. 47, 14).

Bevor wir die *Podocarpeae* verlassen, müssen wir noch die sehr eigentümliche Gattung:

Phyllocladus

besprechen, welche meines Erachtens an die *Podocarpeae* angeschlossen werden muß. Sie weicht von *Podocarpus* zunächst durch den Besitz von Kurztrieben ab.

An den Langtrieben, die mit Zweigknospen abschließen, sind die Blätter auf kleine zahnartige Schuppen reduziert, die spiralig angeordnet sind und deren Spreite häufig bald abfällt. In den Achseln dieser Schuppenblätter finden sich nun Kurztriebe, welche das Aeußere derblederiger Blätter haben, also Phyllocladien vorstellen. Diese Phyllocladien sind verlängert-viereckig (bei *Ph. hypophyllus* bis über 6 cm lang), im unteren Teile stielartig verschmälert und ganzrandig, oberwärts aber mehr oder weniger tief grob zahnförmig oder buchtig eingeschnitten, und an diesen Einschnitten stehen die rudimentären Blätter als zahnartige Schüppchen. Die Blätter sind also an den Kurztrieben infolge deren blattartiger Ausbildung zweizeilig und nicht spiralig gestellt.

Das Genus umfaßt 6 Arten, von denen 4 in Australien (Tasmanien und Neu-Seeland), 2 im Indischen Archipel vorkommen, und zwar von letzteren *Ph. hypophyllum* vom Kini-Balu in Borneo bei 2500 m ü. M. und *Ph. protractus* auf den Philippinen, Molukken und in Britisch Neu-Guinea, ebenfalls in beträchtlicher Höhe, 1500—2200 m, wachsend. Von den australischen Arten wächst *Ph. glaucus* in Neu-Seeland, wo er bis fast 1000 m Seehöhe steigt; *Ph. trichomanoides* ebenfalls in Neu-Seeland, *Ph. aspleniifolius* in Tasmanien ca. 700 m ü. M. und *Ph. alpinus* in der

Bergregion von Neu-Seeland. Die Kurztriebe sind bei den verschiedenen Arten ziemlich verschieden. So sagt Pilger:

„Bei *Ph. trichomanoides* und *Ph. glaucus* sind Kurztriebe von zweierlei Form vorhanden, einmal annähernd wirtelig gestellte Zweiglein mit schmaler Achse, die den Langtrieben ähnlich sind und seitlich eine Anzahl von Phyllocladien tragen, aber mit einem Phyllocladium und nicht mit einer Knospe abschließen (Fig. 48, 12), dann die blattartigen Phyllocladien selbst, die an den Langtrieben oder den eben erwähnten Kurztrieben in den Achseln von Schuppenblättern stehen (Fig. 48, 9, die

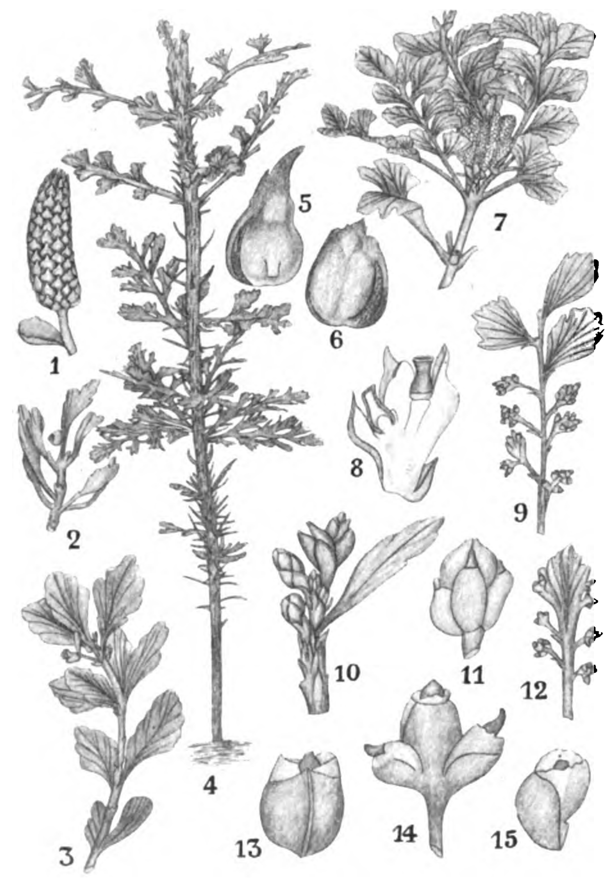


Fig. 48. Phyllocladus. 1 Männliche Blüte mit Bractee von Ph. trichomanoides Don., nach Hooker. 2 Ph. alpinus, Zweig mit ♀ Blüte am Phyllocladium, nach Pilger. 3 Ph. aspleniifolius, ♀ Zweig, nach Pilger. 4 Sämling von Ph. trichomanoides Don., nach Geyler. 5 und 6 Ph. trichomanoides, nach Hooker. 5 Mikrosporophyll, von der Innenseite, 6 von der Außenseite gesehen. 7 Ph. trichomanoides, nach Hooker, ♂ Zweig. 8 Ph. trichomanoides, nach Hooker, ♀ Blüte im Längsschnitt. 9 Ph. glaucus, nach Eichler, ♀ Zweig. 10 Ph. aspleniifolius, ♀ Zweig, nach Hooker. 11 Idem, junge ♀ Blüte. 12 Ph. glaucus, Phyllocladium mit ♀ Blüten, nach Eichler. 13—15 Ph. aspleniifolius, nach Pilger. 13 Makrosporophyll mit Same und Arillus von der Rückseite. 14 Frucht. 15 Makrosporophyll mit Same und Arillus von der Seite.

oberen blattartigen Organe). Zwischen beiden Formen existieren aber Uebergänge, indem an den Kurztrieben der ersten Form die Achse breiter wird und so die Form des Kurztriebes sich der Form eines tief eingeschnittenen Phyllocladiums nähert, da die einzelnen seitlichen Phyllocladien nicht mehr völlig getrennt sind, sondern sich wie Abschnitte eines Phyllocladiums verhalten."

„Durch solche Uebergänge zeigt sich auch, daß das wenig eingeschnittene Cladodium von *Ph. aspleniifolius* (Fig. 48, 3, 10) einem ganzen Kurztrieb von *Ph. trichomanoides* mit seitlichen Cladodien (Fig. 48, 7) entspricht, also ein ganzes Zweigsystem darstellt, was auch aus der Nervatur hervorgeht. Bei *Ph. trichomanoides* (Fig. 48, 7) sind

die einzelnen Abschnitte, die bei *Ph. aspleniifolius* (Fig. 48, 3) zu einer Fläche verbunden bleiben, durch Dehnung der Achse auseinandergerückt."

„Die blattartige Funktion und Ausbildung der Kurztriebe bei *Phyllocladus* wird nicht nur durch die Spaltöffnungen, sondern auch durch die blattartige Nervatur angedeutet. Die Nervatur der Phyllocladien ist fast fächerförmig, indem vom Mittelnerv besonders nach der Basis zu Seitennerven unter sehr spitzem Winkel nach den Abschnitten des Phyllocladiums abgehen."

Jugendstadien wurden von GEYLER (Abh. d. Senckenbergischen Gesellschaft, XII, Einige Bemerkungen über Phyllocladus, S. 209—214, Taf. I u. II) beobachtet.

Die ausgesäten Samen entstammten einem 14—15 Fuß hohen Exemplar von *Phyllocladus trichomanoides* DON., das im Winter 1876/77 im botanischen Garten zu Frankfurt a. M. in voller Blüte stand und eine Menge von Samen produzierte, von denen aber, trotzdem eine erhebliche Zahl gesäet wurde, nur 3 aufgingen. Von diesen ging 1 Exemplar im 2. Jahre zugrunde, und nur 2 blieben am Leben.

Am kräftigsten ausgebildet war das dritte Exemplar (Fig. 48, 4). Die Höhe des ganzen Stammes beträgt hier 13,5 cm, die Dicke an der Basis 2 mm. Am Ende des 3. Jahrestriebes vergrößert sich jedoch der Stammdurchmesser mehr und mehr und erreicht zuletzt 4 mm Dicke. Von der Basis bis zu den beiden Kotyledonen mißt der Stamm 30 mm. Die beblätterte Region des 1. Jahrestriebes hat eine Länge von 30 mm und besitzt 4 ohne besondere Regel gestellte Kladodien; der 2. Jahrestrieb ist 20 mm lang und zeigt 7 Kladodien, der 3. endlich 55 mm mit 8 Kladodien. Die Kladodien des 1. Jahrestriebes sind schwach und unansehnlich, die des 2. und 3. viel kräftiger und bis 30 mm lang.

Im 1. Jahrestriebe folgen auf die beiden Kotyledonen zunächst etwa 15 deutlich ausgebildete, flache Nadelblätter und in der Achsel des letzten das 1. Kladodium, dann kommen wieder 7 Nadeln, das 2. Kladodium, 12 Nadeln und das 3., und an dieses sich fast unmittelbar anreihend das 4. Kladodium. Den Schluß bilden einige wenige kürzere und spitzere Nadeln.

Der 2. Jahrestrieb beginnt mit 2—3 Nadeln, und diesen folgen sofort 4 große, einander sehr genäherte und daher scheinbar wirtelig gestellte Kladodien, dann kommen etwa 8 längere und spitzere Nadeln, dann wieder sehr genähert 3 neue Kladodien, und schließlich einige sehr kurze und zugespitzte Nadelblätter.

Der 3. Jahrestrieb endlich wird eröffnet durch 4 Nadeln, dann folgen das 1. Kladodium, 2 Nadeln, 2. Kladodium, nun 12 außerdem ziemlich weit voneinander entfernte Nadeln, 3. Kladodium, 2 Nadeln, 4. Kladodium, 3 Nadeln, 5. Kladodium, dann wieder 12 etwas genäherte Nadeln (diese Region ist noch in der Längsstreckung begriffen), ferner, in fast wirteliger Stellung, das 6., 7. und 8. Kladodium, und schließlich das mit zahlreichen, hier sehr spitzigen Nadeln versehene Ende des Jahrestriebes.

Die Nadeln gehen allmählich in die Schuppenblätter älterer Exemplare über.

Am besten bekannt ist jetzt wohl

Phyllocladus alpinus,

dessen 2x-Generation von Miss ROBERTSON, Some points in the morphology of Phyllocladus alpinus HOOK., Ann. of Bot., XX, 1906, p. 259, und

dessen x-Generation von Miss KILDAHL, The morphology of Phyllocladus alpinus, Bot. Gaz., XLVI, 1908, p. 339, untersucht wurde.

In beiden Fällen lieferte Dr. L. COCKAYNE das Material.

I. Vegetative Organe.

Die Kladodien stehen auch hier in den Achseln der Blätter und stellen nicht eine einzige abgeflachte Achse, sondern ein ganzes System seitlich verwachsener Achsen dar, wie BERTRAND sagt: „le cladode de *Phyllocladus* n'est pas, en général, un rameau unique, aplati en forme d'expansion foliacée, c'est tout un système de rameaux tertiaires et secondaires soudés entre eux et au rameau primaire sur lequel ils sont nés." Die Nervatur zeigt das zur Genüge.

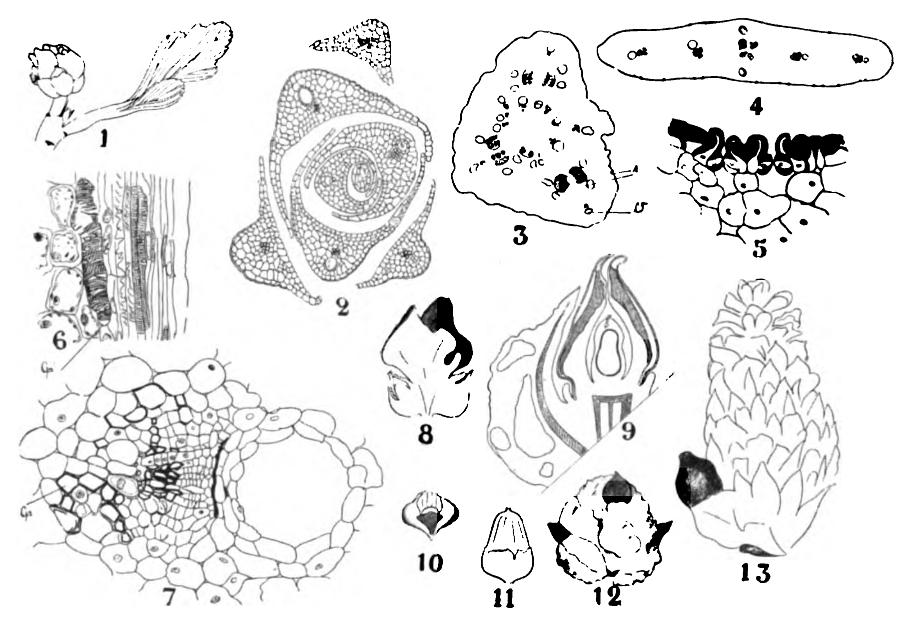


Fig. 49. Phyllocladus alpinus, nach Miss ROBERTSON. 1 Zweig mit ♀ Blüte kurz nach der Bestäubung, rechts Kladodium, zwischen diesem und der Blüte eine terminale Laubknospe. 2 Querschnitt durch eine terminale Laubknospe. 3 Diagrammatischer Querschnitt eines Stengels. 4 Idem durch ein Kladodium. 5 Stomata von einem Kladodiumquerschnitt. 6 Radialschnitt eines ziemlich jungen, lateralen Gefäßbündels aus dem Tangentialschnitt eines Kladodiums. 7 Querschnitt eines lateralen Kladodium-Gefäßbündels. 8 Ovulum und Makrosporophyll. 9 Radialschnitt durch Makrosporophyll und Ovulum kurz nach der Pollinierung. 10 Ovulum und Makrosporophyll. 11 Same. 12 Makrostrobilus. 13 Hermaphroditer Strobilus.

Die Blätter fallen bald ab, ihre Struktur läßt sich also am besten auf Schnitten der Endknospen studieren (Fig. 49, 2). Sie sind sehr einfach gebaut, dreieckig auf dem Querschnitt und besitzen ein einziges kollaterales Bündel, begleitet von einem Harzkanal. Es gibt keine Differenzierung in Schwamm- und Palissadenparenchym, Stomata fehlen anscheinend bei *P. alpinus,* ebenso bei *P. trichomanoides,* während hingegen bei *P. rhomboidalis* solche in geringer Zahl vorhanden sind.

Auf dem Querschnitt der Hauptachse sieht man, wie jede Blattspur (LT Fig. 49, 3), welche den Ring von Gefäßbündeln verläßt, an der Innenseite begleitet wird von zwei viel größeren, für den Achselsproß be-

stimmten (A Fig. 49, 3). Wenn man diesen Zweig nach oben verfolgt, sieht man, daß er während einer kleinen Strecke mit der Hauptachse verwachsen ist, aber seine beiden Bündel teilen sich, bis sie einen kleinen vollständigen Ring gebildet haben, so daß ein Querschnitt den Ring der Hauptachse und einen oder mehr kleinere Ringe daneben aufweisen kann.

Falls der Achselsproß ein Kladodium statt einer zylindrischen Achse ist, wird er stark abgeplattet, und die Anordnung der Bündel ist (in einem einfachen Falle) die der Fig. 49, 4 oder eine Variante davon. Das Assimilationsgewebe des Kladodiums zeigt eine geringe Differenzierung, welche jedoch weit besser bei *P. trichomanoides* ausgeprägt ist, wo sich eine ziemlich deutliche Palissadenschicht an einer Seite findet. Die Epidermis ist stark kutikularisiert, und wohlgeschützte Stomata sind bei den beiden untersuchten Arten auf beiden Oberflächen vorhanden (Fig. 49, 5).

Die interessanteste Tatsache in der Anatomie des Kladodiums ist das Vorkommen von zentripetalem Xylem in den lateralen Bündeln (Cp Fig. 49, 6, 7), besonders gut entwickelt bei *P. alpinus*. Es findet sich nicht an der Basis des Kladodiums, sondern nur weiter oben und fehlt dem Blatte, der Hauptachse, sowie der Achse der ♂ oder ♀ Blüte. Es besteht aus großen Tracheiden, welche an der Innenseite des Protoxylems liegen.

II. Die Reproduktionsorgane.

A. Die weibliche Blüte.

Diese besteht aus einem Zweige, welcher in der Achsel eines Schuppenblattes steht. Sie trägt eine Anzahl sukkulenter Fruchtblätter (Fig. 49, 12), welche in ihrer Achsel je ein aufrechtes Ovulum tragen. Die Fruchtblätter sind meistens, jedoch nicht immer dekussiert. Die bestentwickelten Strobili, welche Miss Robertson sah, hatten 2 Paar fertiler Fruchtschuppen an der Basis, gefolgt von mehreren sterilen, welche mit der Achse des Strobilus verwachsen. Oft sind 2 oder mehr Strobili nahe zusammen gruppiert, in welchem Falle die Zahl der Fruchtblätter und Ovula bei jedem oft auf zwei reduziert ist. Die Strobilusachse enthält einen Ring normaler kollateraler Bündel. Das Aeußere und die Struktur von Strobilus und Ovulum kurz nach der Bestäubung (welche im Oktober stattzufinden scheint) sind durch Fig. 49, 1 und Fig. 49, 8—12 wohl deutlich. Der Nucellus, welcher bis zur Basis frei ist, wird von einem dicken Integument umgeben, während der Arillus nur noch einen Ringwall an der Basis des Ovulums darstellt. Kein Gefäßbündel tritt in das Integument ein.

B. Die männliche Blüte.

Das von Cockayne gesandte Material enthielt 3 oder 4 männliche Blüten, welche eben ihren Pollen entließen. Jedes Sporophyll trägt zwei Sporangien an seiner Unterseite. Die reifen Pollenkörner waren von *Podocarpeen*-Typus, geflügelt und enthielten 4 Kerne. Eine der ♂ Blüten war hermaphrodit, indem sich an ihrer Basis ein Ovulum gebildet hatte (Fig. 49, 13).

Verwandtschaft.

Strasburger (Die Coniferen und Gnetaceen, 1872) stellt *Phyllocladus* in die Sektion *Podocarpeae* der *Taxaceae,* betrachtet sie aber als

näher verwandt mit den *Taxeae (Taxus, Torreya, Cephalotaxus* und *Ginkgo)* als die übrigen *Podocarpeae.*

Pilger (Taxaceae, 1903) bringt *Phyllocladus* zu einer Gruppe der *Phyllocladoideae* als deren einzigen Repräsentanten und schreibt ihm eine Mittelstellung zwischen *Podocarpoideae* und *Taxaceae* zu.

Der Unterschied zwischen beiden Ansichten ist nicht sehr wesentlich, Miss Robertson meint aber ersterer den Vorzug geben zu müssen, betrachtet *Phyllocladus* also als eine *Podocarpee,* fügt aber hinzu: „though there are distinct indications of a Taxoidean relationship as well".

Die Hauptpunkte, in welchen *Phyllocladus* den *Podocarpoideen* gleicht und von den *Taxoideen* abweicht, sind:

1) Jede Fruchtschuppe trägt **ein** Ovulum; bei den *Taxoideae* 2.
2) Das Mikrosporophyll hat nur 2 Sporangia; bei den *Taxoideae* mehr als 2.
3) Der reife Pollen ist geflügelt und enthält 4 Kerne; bei den *Taxoideae* ist er ungeflügelt und enthält 1 oder 2 Kerne.
4) Eine deutliche Makrosporenwand ist vorhanden wie bei *Dacrydium*; bei den *Taxoideae* ist diese nie deutlich; bei *Podocarpus* aber auch nicht.

Hingegen ist *Phyllocladus* von den *Podocarpeae* verschieden und nähert sich den *Taxeae* durch folgende Eigenschaften:

1) Das Ovulum ist aufrecht. Bei den *Podocarpeae* umgewendet, jedoch bei *Dacrydium latifolium* fast aufrecht.
2) Der Arillus ist symmetrisch. Die Ovula von den *Podocarpeen* haben dagegen ein Epimatium, welches einem Arillus gleicht, aber stets einseitig statt symmetrisch entwickelt ist und von Pilger als ein Auswuchs des Karpells betrachtet wird und nicht als das Homologon des *Taxeen*-Arillus. Mit Recht bemerkt aber Miss Robertson, daß die Asymmetrie dieses Epimatiums korrelativ verbunden ist mit der umgewendeten Stellung des Ovulums, so daß dieser Umstand keineswegs zeigt, daß Arillus und Epimatium nicht homolog sind.
3) In den Kladodien ist zentripetales Holz vorhanden. Miss Robertson bemerkt aber mit Recht, daß es schwer zu sagen ist, welches Gewicht oder ob überhaupt Gewicht gelegt werden soll auf das Vorhandensein von zentripetalem Holz in einem so spezialisierten Organe wie ein Kladodium. Die *Taxeae* zeigen mehr Andeutungen von zentripetalem Holz als die anderen *Coniferen* (Worsdell, On transfusion-tissue), was aber nach den Untersuchungen Bernards nicht mehr zutrifft.
4) Taxinean sculptural occurs in the tracheids. Miss Robertson sagt aber selbst, daß Tracheiden dieser Art keineswegs auf die *Taxeae* beschränkt sind.

So bleibt dann eigentlich nur der Umstand des Vorhandenseins eines aufrechten Ovulums (womit wohl der symmetrische Arillus korrelativ verbunden ist) als Zeichen einer „Verwandtschaft" mit den *Taxeae* übrig, und ich glaube also, daß wir ruhig sagen können, daß überhaupt keine Verwandtschaft mit den *Taxeae* besteht, vielmehr *Phyllocladus* eine *Podocarpee* ist.

Sehen wir einmal, was darüber die

x-Generation

sagt, und fangen wir mit der ♂ x-Generation an.

Das am 1. November gesammelte Material fand Miss KILDAHL mit weit geöffneten Sporangien; nur 3 oder 4 Sporangia hatten noch einige Sporen, so daß die Schnitte nicht viele Stadien zeigten.

Das jüngste aufgefundene Stadium war noch einkernig (Fig. 50, 3) mit ganz entwickelten Flügeln. Die erste Teilung schneidet eine Prothalliumzelle ab, welche der Wand angedrückt liegt und sofort zu desorganisieren anfängt (Fig. 50, 6). Bald wird eine zweite Prothalliumzelle

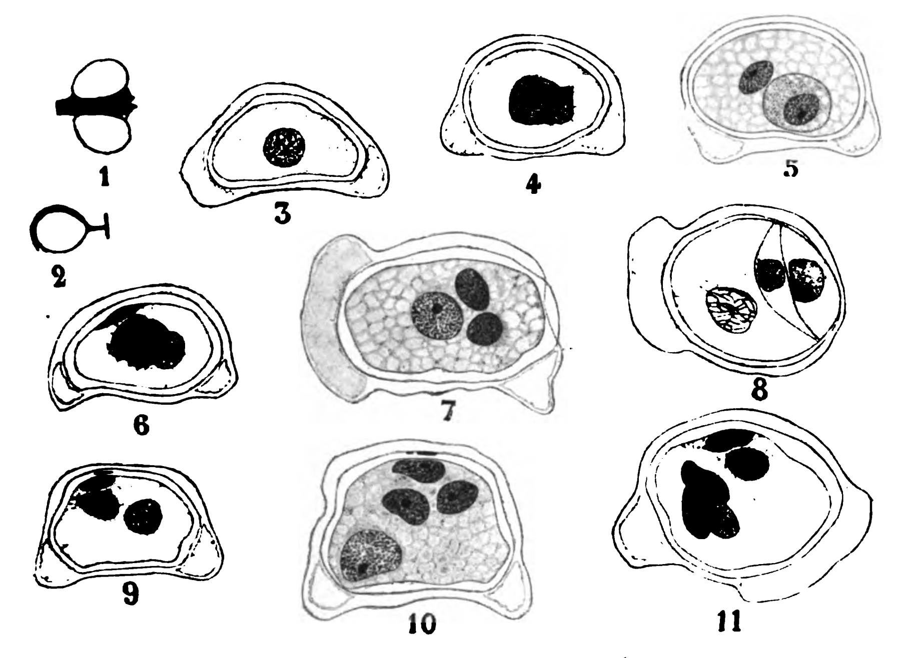


Fig. 50. **Phyllocladus alpinus**, Mikrosporangien, Mikrospore und Keimungsstadien derselben, nach Miss KILDAHL. 1 Abaxiale Ansicht eines Mikrosporophylls, zwei leere Sporangien zeigend. 2 Seitenansicht eines Mikrosporophylls. 3 Mikrospore. 4 Erste Teilung in der Mikrospore. 5 Zweikerniges Stadium. 6 Zweite Teilung, die erste Prothalliumzelle an der Wand. 7 Dreikerniges Stadium. 8 Vorübergehende Wände bei zwei Prothalliumzellen. 9 Die erste schwindende Prothalliumzelle außerhalb des Sporenplasmas liegend. 10 Reife Mikrospore. 11 Eine Mikrospore, in welcher beide Prothalliumzellen bestehen geblieben sind.

gebildet. Die Wände beider Prothalliumzellen schwinden bald, so daß in der reifen Spore 4 Kerne frei im Plasma liegen. Die erste Prothalliumzelle ist meistens vergänglich, ihr Kern schwindet bald, in zwei reifen Sporen war sie aber noch sichtbar, die zweite Prothalliumzelle bleibt, in welcher Hinsicht *Phyllocladus* also mit *Ginkgo* übereinstimmt. Prothalliumzellen sind bis jetzt nur bei *Podocarpineae* und *Abietineae* gefunden, fehlen den *Taxaceae*, also auch in dieser Hinsicht stimmt *Phyllocladus* mit *Podocarpus* überein, steht aber auf einer höheren Stufe, indem die Prothalliumzellen sich hier nicht, wie bei den übrigen *Podocarpeen*, weiter teilen.

Am 1. November findet man die 4-kernigen Mikrosporen meistens auf der Spitze des Nucellus. In Ausnahmefällen hatten sich schon Pollenschläuche gebildet, welche in den Nucellus vorgedrungen waren (Fig. 51, 1), aber auch dann enthielt der Schlauch nur noch 4 Kerne. Am 11. Dezember war der Nucellus meistens ganz wabenartig von Pollenschläuchen durchsetzt und demnach sehr stark desorganisiert (Fig. 51, 4), bis 15 wurden in einem Ovulum angetroffen.

Das Schema ist demnach: 0 / I / II / III. Wie sich II zur Körperzelle und Stielzelle teilt, scheint Miss KILDAHL nicht beobachtet zu haben, überhaupt sagt sie nur, daß die reife Spore meistens 4 freie Kerne hat: Prothallium-, Pollenschlauch-, Stielzellen- und Körperzellen-Nucleus. Später aber sagt sie, daß, bevor der Pollenschlauch in den Embryo eintritt, sich die Körperzelle in 2 gleiche männliche Zellen teile, und dann wieder, daß 5 nackte Kerne im Pollenschlauch vorhanden sind. Nähere Untersuchung wäre da sehr erwünscht.

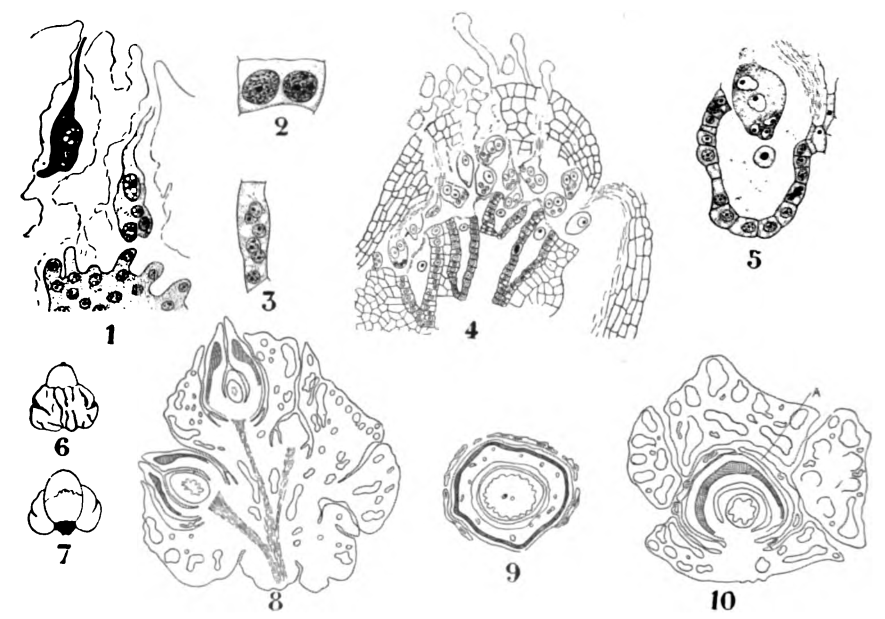


Fig. 51. Phyllocladus alpinus, nach Miss KILDAHL. 1 Teil eines Nucellus am 1. November. Pollenschläuche und ein Teil der ♀ x-Generation im freien Kernstadium. Archegonien noch nicht gebildet, Körperzelle noch nicht geteilt. 2, 3 Hüllzellen der Archegonien. 4 Nucellus mit vielen Pollenschläuchen und offenen Archegonien, fast alle Körperzellen geteilt. 5 Ein Pollenschlauch mit 2 männlichen Kernen, Stielkern und Schlauchkern, sowie ein prothallialer Kern in ein Archegon vordringend. 6 Aeußere Ansicht einer fleischigen Schuppe (Makrosporophyll) mit Ovulum. 7 Innere Ansicht derselben, den Arillus zeigend. 8 Längsschnitt eines Makrostrobilus. 9 Querschnitt eines Ovulums, Archegonien in der Mitte des Prothalliums am 1. November. 10 Längsschnitt eines Ovulums mit Makrosporophyllen, Mikropyle noch nicht gebildet, Arillus (A) deutlich.

Nach diesen Angaben kann man nicht sehen, ob der *Podocarpeen*- oder *Abietineen*-Typus befolgt wird; wohl aber, daß jedenfalls nicht der *Taxineen*-Typus vorliegt. Der ganze Inhalt des Pollenschlauches tritt in das Ei ein, wahrscheinlich funktioniert also nur eine der beiden männlichen „Zellen“.

Im Makrostrobilus

findet Miss KILDAHL 6—8 Sporophylle, welche je ein Ovulum in ihrer Achsel tragen, die von Miss ROBERTSON gefundenen sterilen Fruchtblätter waren also wohl abortierte.

Das Integument ist sehr dick und besteht aus 3 Schichten, einer inneren fleischigen, einer mittleren steinigen und einer äußeren, bloß aus zwei Zellschichten bestehenden, ebenfalls fleischigen. Die Steinschicht fängt ihre Bildung am mikropylären Ende an (Fig. 51, 8) und setzt sich fort bis an die Basis. Anfangs besteht sie nur aus einer Zellschicht, wird aber schließlich viel dicker und breitet sich ganz um die Basis des Ovulums herum aus, wo sie aber viel dünner bleibt als am mikropylären Ende. Die innere fleischige Schicht wird etwas zerdrückt durch das Wachstum der Steinschicht, und die äußere fleischige Schicht wird schließlich abgestreift. Das Integument enthält keine Gefäßbündel, diese enden an der Basis des Ovulums (Fig. 51, 8), es enthält hingegen zahlreiche Harzschläuche, wie der Querschnitt Fig. 51, 9 zeigt.

Der Arillus entsteht spät (Fig. 51, 8), wächst aber schnell, indem er das Ovulum napfförmig einschließt; das Ovulum wächst aber hindurch, und am 11. Dezember war der Arillus als eine leichte, lederartige Schicht um die Basis des Ovulums herum gebildet, nur bis zur halben Höhe desselben reichend (Fig. 51, 7).

Die Entwicklung der weiblichen x-Generation konnte nicht verfolgt werden. In einigen Fällen war sie noch im Stadium der freien Kerne (Fig. 51, 1), und ein Präparat (Fig. 51, 4) zeigte schon ausgebildete Archegonien. Das Endosperm ist ruminiert, besonders in den früheren Stadien. Die Entwickelung der Archegonien konnte nicht studiert werden, da kein Stadium vor der Befruchtung gefunden wurde. Sowohl der Nucellus wie das Prothallium ist von schleimiger Konsistenz. Das Archegonium kann dadurch in jedem Falle, ob an der Oberfläche oder tiefer liegend, sehr leicht erreicht werden. Die Makrospore wird von einer Tapetenschicht umgeben. Es werden 1—4 Archegonien gebildet. Kein Bauchkanalzellkern konnte nachgewiesen werden, aber das Material genügte nicht, um das zu entscheiden; man darf wohl sicher annehmen, daß einer gebildet wird.

Befruchtung.

Der Zygotekern wird teilweise umgeben von der cytoplasmatischen Schicht des ♂ Kernes, die nicht funktionierende ♂ Zelle zeigt diese cytoplasmatische Schicht sehr deutlich.

Embryo.

Der Zygotekern teilt sich in 8 freie Kerne, ältere Stadien kamen nicht zur Beobachtung, es läßt sich also nicht entscheiden, ob noch mehrere gebildet werden, wie z. B. bei *Taxus,* wo es deren 16 gibt. Ein Ovulum zeigte einen Embryo mit Suspensor, deren Struktur aber nicht erforscht werden konnte.

Die ♀ x-Generation ist demnach noch zu wenig bekannt, um aus ihr Verwandtschaftsschlüsse ziehen zu können, die ♂ deutet, soweit bekannt, auf die Zugehörigkeit zu den *Podocarpeae.* Summa summarum glaube ich demnach, daß wir die *Podocarpeen* als echte *Floralen* betrachten müssen, triftige Gründe, das Epimatium als das Homologon der Samenschuppe der *Abietineen* zu betrachten, sehe ich nicht.

Vierte Vorlesung.

Die Cupressineae.

Diese Gruppe bleibt von den *Floralen* noch zu besprechen übrig. Sogar WETTSTEIN, der alle sonstigen *Coniferen* für *Inflorescentiales* hält, sagt von diesen (S. 141): „Die weiblichen Blüten der *Cupressaceae* lassen sich nicht auf Infloreszenzen zurückführen, sie sind endständige Einzelblüten.“

Die Gruppe wird von ihm folgendermaßen charakterisiert:

Cupressaceae.

Laubblätter gegenständig, selten schraubig, meist schuppenförmig. Männliche Blüten endständig, nur selten achselständig, nie Infloreszenzen bildend. Weibliche Blüten endständig, nur selten (infolge Verkürzung der tragenden Sprosse) achselständig, nie Infloreszenzen bildend, aus mehreren Fruchtblättern mit je 1—∞ Samenanlagen gebildet. Samen nicht fleischig. Aus den Blüten gehen bei der Samenreife holzige oder fleischige Fruchtzapfen hervor. Kotyledonen meist 2.

A. *Cupressoideae.* Blüten an den Enden gewöhnlicher Laubsprosse, Fruchtzapfen holzig.
   a) Sporophylle mehr oder weniger schildförmig, längs der Blütenachse angeordnet: *Cupresseae (Sequoia, Cupressus, Chamaecyparis).*
   b) Sporophylle schuppenförmig, am Grunde der Blütenachse gehäuft: *Thujopsideae (Thuja, Biota, Thujopsis, Libocedrus).*
   c) Sporophylle klappenförmig, fast in einem Kreise stehend: *Actinostrobeae (Callitris, Actinostrobus, Fitzroya).*

B. *Juniperoideae.* Blüten an den Enden kurzer, achselständiger Sprosse, Fruchtzapfen fleischig: *Junipereae (Juniperus).*

LAWSON rechnet zu den *Cupressineen* überdies *Taxodium* und *Cryptomeria,* die aber nach VELENOVSKY (Beih. z. Bot. Centralbl., XIV, 1903) *Inflorescentiales* sind, welche Angabe von BAYER (Beih. z. Bot. Centralbl., XXIII, 1908) für *Cryptomeria* bestätigt wurde. Wir wollen also die *Cupressineae* in der von WETTSTEIN angegebenen Umgrenzung behalten, jedoch sie einteilen in *Sequoiaceae (Sequoia, Wellingtonia, Artrotaxis), Cupressaceae (Cupressus, Chamaecyparis* und WETTSTEINS *Thujopsideae), Actinostrobaceae (Callitris, Actinostrobus, Fitzroya* und *Widdringtonia)* und *Juniperaceae (Juniperus).*

Fangen wir mit den *Sequoiaceen,* und zwar mit

Sequoia

an, zu welcher Gattung meist 2 rezente Arten gerechnet werden: *S. (Wellingtonia) gigantea* und *S. sempervirens.* Beide gehören dem großen amerikanischen Waldgebiete an, von welchem SCHIMPER sagt: Das ausgedehnteste und am reichsten gegliederte Sommerwaldgebiet ist dasjenige Nordamerikas, und dasselbe ist trotz bereits weit fortgeschrittener Verheerung noch hinreichend erhalten, um, im Gegensatz zu den alten Kulturländern, ohne Mitwirkung unsicherer Hypothesen, in seiner ursprünglichen Physiognomie rekonstruiert werden zu können. In musterhafter Weise ist eine solche Darstellung durch SARGENT gegeben worden, dessen Arbeit die folgenden Ausführungen, wo nicht anders bemerkt, im wesentlichen entnommen sind.

Ein breiter Streifen von Nadelhölzern, der den ganzen Kontinent in südost-nordwestlicher Richtung von dem Süden der Halbinsel Labrador nach Alaska durchzieht, stellt den nördlichsten Wald dar, dessen nördliche Grenze mit derjenigen des Baumwuchses überhaupt zusammenfällt. Dieser subpolare Wald ist licht und dürftig, seine Bäume erreichen infolge der Kürze der Vegetationszeit, der niedrigen Temperatur derselben und der mäßigen jährlichen Niederschläge niemals stattliche Dimensionen. Im Gegensatz zu den südlicheren Teilen des nordamerikanischen Waldes sind die Baumarten wenig verschiedenartig. *Picea nigra* und *Picea alba* herrschen vor. Laubbäume zeigen sich beinahe nur in Tälern, wo Pappeln, Zwergbirken und Weiden auftreten. Der subpolare Waldstreifen zeigt in seiner ganzen Breite das gleiche ökologische Gepräge; dagegen zeigt die floristische Zusammensetzung im östlichen und westlichen Teile einige Unterschiede, so daß wir mit Sargent einen atlantischen und einen pazifischen nördlichen Wald werden unterscheiden können.



Fig. 52. Karte des westlichen Teiles des nordamerikanischen Waldgebietes, nach C. S. Sargent. A Nördliche Waldprovinz. B Küstenwald. C Binnenwald. D Mexikanischer Wald.

Der subpolare Wald setzt sich nicht als zusammenhängende Fläche nach Süden fort, sondern in Form breiter Streifen, die durch weite Grasflur- und Wüstengebiete voneinander getrennt sind. Die südliche Fortsetzung des pazifischen nördlichen Waldes ist wie der letztere von Nadelhölzern gebildet und stellt anfangs ein über ungefähr zwei Längsgrade sich erstreckendes Band dar, das südlich des 52.° Grades durch das Wüstengebiet des Great-Basin in einen westlichen und einen östlichen Streifen gespalten wird. Doch zeigt sich schon lange vor dieser Spaltung ein deutlicher floristischer und ökologischer Unterschied zwischen dem

pazifischen Walde der Küste und demjenigen des Binnenwaldes (B und C auf der Karte). Auf das Küstengebiet ist nun *Sequoia* beschränkt, *S. gigantea* auf Kalifornien, während *S. sempervirens* nach LAWSON noch etwa 12 Meilen nach Oregon vordringt.

Der pazifische Küstenwald ist in Britisch-Kolumbien, Washington und Oregon, zwischen dem 60. und 43. Breitengrad, namentlich aber südlich vom 51. der üppigste, wenn auch nicht mannigfachste des Kontinents. *Pseudotsuga Douglasii, Picea sitchensis* BONG., *Tsuga Mertensiana* CARR., *Chamaecyparis nutkaensis* und *Sequoia sempervirens* erreichen hier riesige Dimensionen. Die bis 90 m hohen Bäume erheben sich hier nur wenige Fuß voneinander. Während *S. gigantea* auf die Sierra Nevada beschränkt ist, kommt *S. sempervirens* im Küstengebirge von Mittel- und Nordkalifornien bis etwa 12 Meilen weiter nördlich im Staate Oregon vor. Der Boden ist von einem dichten, weichen Teppich von Moosen und Farnkräutern, oft von riesigem Wuchs bedeckt. Lichte Stellen sind von undurchdringlichen Dickichten verschiedener Sträucher, in welchen beinahe baumartige Heidelbeeren, *Corylus* und *Acer circinatum* die Hauptrolle spielen, ausgefüllt. Dieser Wald verdankt seine außerordentliche Ueppigkeit den sehr reichen, namentlich während des Winters fallenden Niederschlägen, deren Menge (200 cm und mehr) nur an wenigen anderen Stellen der temperierten Zonen erreicht wird. Die Vegetationszeit ist kühl, aber von relativ langer Dauer. Der Boden ist ein poröser, nur wenige Zoll tiefer Kiesboden glazialen Ursprunges.

Während in der Breite der stärksten Entwickelung des Küstenwaldes die Abhänge der Kaskadenkette von lichteren Gehölzen ähnlicher Zusammensetzung wie der Küstenwald bedeckt sind, beginnt zwischen 42° und 43° N. B. der berühmte Hochwald der Sierra Nevada, die Heimat der *Sequoia (Wellingtonia) gigantea.*

Der Hochwald der Sierra Nevada beginnt südlich vom Mount Shasta im Norden und setzt sich südwärts bis zum 35° fort. Vorherrschend ist in diesem Walde *Pinus Lambertiana,* welche sich hier am prächtigsten entwickelt und diesem Bergwald unübertreffliche Schönheit verleiht. Mit ihr zusammen wachsen *Pseudotsuga Douglasii, Pinus ponderosa, Abies concolor, Abies bracteata, Libocedrus decurrens* und im Süden *Sequoia (Wellingtonia) gigantea,* welche sich zunächst in vereinzelten Gruppen zeigt, noch weiter im Süden jedoch einen mehr oder weniger zusammenhängenden Streifen von mehreren Meilen bildet. Im Gegensatz zu dem mehr nördlichen Walde an den Westhängen der Kaskadenkette ist der Sierra-Wald beinahe frei von Unterholz. Die Ursache dieses Unterschiedes ist nicht aufgeklärt. In den Tälern ist der Wald licht und von Eichen gebildet.

Vorstehende Schilderung könnte den Eindruck erwecken, als wäre ganz Kalifornien mit Nadelholz bedeckt; dem ist nicht so. Der schmale und kurze kalifornische Küstenwald gehört zur Region der sogenannten Hartlaubhölzer, d. h. zu jenen mildtemperierten Gebieten mit Winterregen und langer Sommerdürre, welche eine Vegetation immergrüner xerophiler Holzpflanzen mit dicken, lederartigen Blättern hervorruft. Das kalifornische Küstenland ist vornehmlich von immergrünem Gesträuch bedeckt, aus welchem Bäume sich meist nur vereinzelt erheben. Die wichtigsten dieser letzteren, welche an trockenen Standorten auch als Sträucher auftreten, sind *Quercus agrifolia, Q. chrysolepis, Q. dumosa, Q. oblongifolia* etc., sämtlich immergrüne Arten mit kleinen, lederartigen, ganzrandigen oder mit Stachelzähnen versehenen Blättern; ihnen gesellen sich zwei immergrüne Bäume anderer Verwandtschaft bei, *Umbellularia californica (Lauraceae)* und *Castanopsis chrysophylla.* Das den Haupt-



Fig. 53. **Sequoia (Wellingtonia) gigantea**, 33 Fuß Stammdurchmesser, nach SCHIMPER.

bestandteil der Vegetationsdecke bildende, auf Vorbergen und Hügeln schwer durchdringliche Dickichte bildende Gesträuch setzt sich, wie die entsprechenden Formationen anderer Hartlaubgebiete, aus Repräsentanten der verschiedensten Familien zusammen, wie Eichen, *Compositen*, *Rosaceen (Adenostoma fasciculatum, Prunus ilicifolia)*, *Zygophyllaceen*,

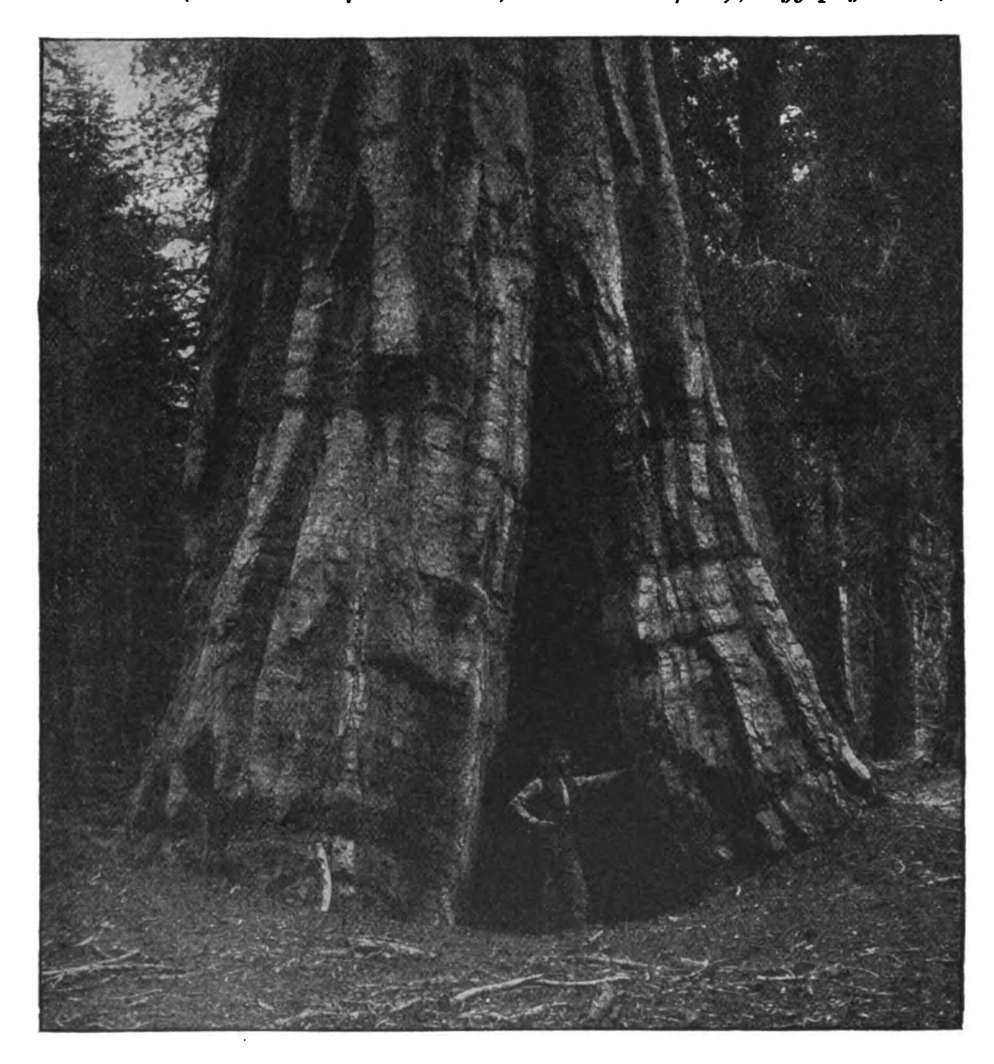


Fig. 54. Sequoia (Wellingtonia) gigantea, die Basis eines alten Exemplares, nach SCHIMPER.

Anacardiaceen (*Rhus* spec. div.), *Rhamnaceen* (mehrere *Ceanothus*-Arten), *Leguminosen*, *Hydrophyllaceen*, *Ericaceen (Arctostaphylos)*, *Labiaten* etc. Succulenten sind häufiger als in anderen Hartlaubgebieten und durch verschiedene *Cacteen* vertreten. Zwiebel- und Knollenpflanzen sind hier wiederum als Begleiter der Hartlaubhölzer massenhaft vorhanden.

Ist also *Sequoia* jetzt auf ein sehr kleines Gebiet beschränkt, so war das keineswegs immer so; es liegt nur ein Fall von Endemismus

durch Konservation vor. Schon in der Kreide existierte die Gattung, ihre Verbreitung mag durch folgende Fälle illustriert werden: aus der Kreide sind bekannt: *Sequoia lusitanica* aus Portugal; *S. rigida* aus Tirol, Grönland und Spitzbergen; *S. Reichenbachii* von Südfrankreich bis Spitzbergen, Grönland und Nebraska in Nordamerika; *S. Langsdorfii* von der Kreide bis in das Tertiär, sogar bis in das Pliocän reichend, und während dieser Zeit fast auf der ganzen nördlichen Hemisphäre, nördlich der Hochgebirge Europas und Asiens, sowie auch im nordwestlichen Nordamerika, Nordkanada und Grönland etc. Betrachten wir jetzt die rezenten *Sequoien*.

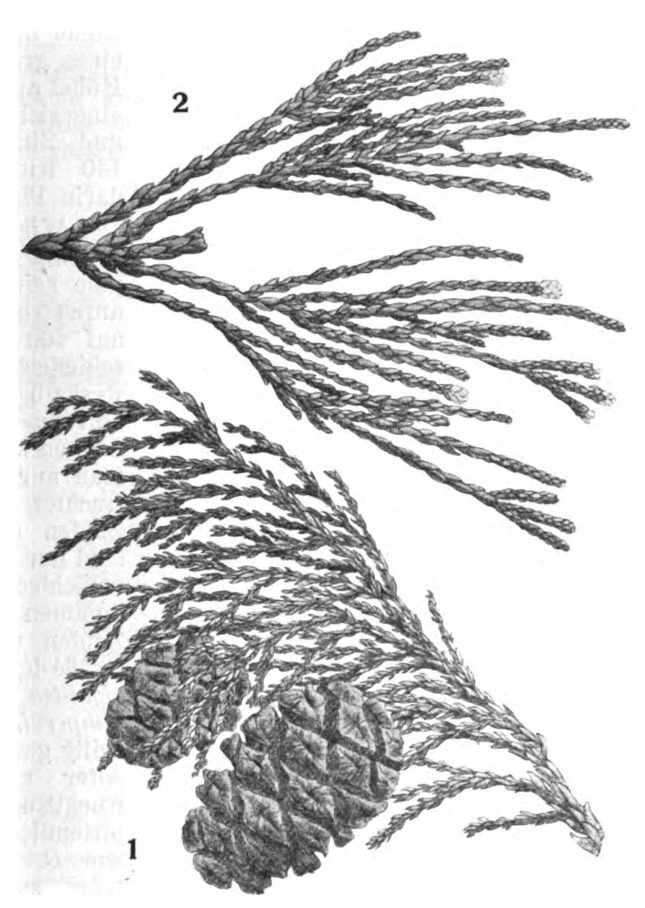


Fig. 55. Sequoia gigantea. 1 Fruchtzweig, nach BEISSNER. 2 Zweig, Original, nach einem Exemplar im Reichsherbarium No. 908 357, 522 = No. 763 BAENITZ.

Sequoia gigantea (*Wellingtonia gigantea*) erreicht über 100 m Höhe und an 12 m Stammdurchmesser, mit anfangs pyramidaler, später unregelmäßiger und erst hoch am Stamme anhebender Krone. Die kurzen, freudig- oder bläulichgrünen Blätter stehen auch an den sterilen Zweigen allseitswendig, sie sind hier dreieckig - pfriemlich, ca. 5 mm lang, mit breitem Grunde am Zweige herablaufend, die freien Enden etwas abstehend; die der Fruchtzweige sind kürzer, breiter und angedrückt-dachig.

Der Stamm ist mit rissiger, dicker, hell-rotbrauner, in feinen Blättchen sich ablösender Rinde bekleidet, welche eine ganz außergewöhnliche Dicke erreicht.

Dieser Mammutbaum[1]) Kaliforniens wurde im Jahre 1850 von dem englischen Reisenden LOBB entdeckt; er fand einen Hain von 80 bis 90 Bäumen, die eine Höhe von 80—100 m und einen Durchmesser von 5—10 m hatten, deren Alter nach neueren Schätzungen etwa 150 Jahre betragen möchte. Die hervorragendsten Bäume oder Baumgruppen erhielten besondere Namen, wie: Hermit, Father and Mother of the Forest,

1) Nach BEISSNER.

the three Sisters etc. Später wurden noch weitere Bestände entdeckt. Leider wurden durch Vandalismus manche dieser Bäume gefällt, durch Feuer beschädigt oder ihrer Rinde beraubt, so daß die amerikanische Regierung, um deren Ausrottung vorzubeugen, sich genötigt sah, sie als Nationaleigentum zu erklären.

Man kann sich kaum eine klare Vorstellung von der Riesenhaftigkeit dieser Bäume machen, wenn man ihre Maße mit den riesigsten Bäumen, wie wir sie zu sehen gewohnt sind, vergleicht. Einer dieser Riesenstämme wurde entrindet, diese Rinde in einem Stücke in Form eines großen Zylinders von 7 m Höhe aufgestellt und als Salon eingerichtet mit einem Pianoforte und Sitzen für 40 Personen; 140 Kinder konnten bequem darin Platz finden.

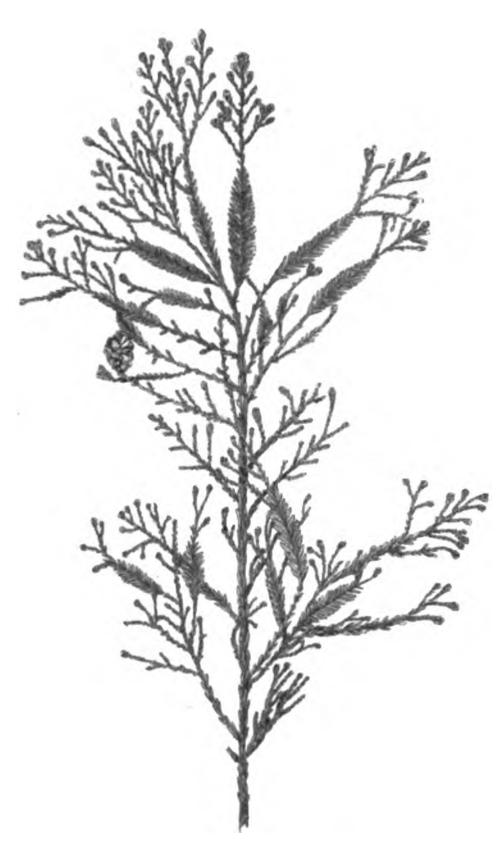


Fig. 56. Fruchtender Zweig von Sequoia sempervirens, Original nach einem Exemplar (No. 902 283, 79) im Reichsherbarium zu Leiden.

Wir werden bald sehen, daß *S. sempervirens* durch die Dimorphie seiner Beblätterung, sowie durch seine viel kleineren Kegel auf den ersten Blick sehr verschieden ist von *S. gigantea*, weshalb man letztere generisch abtrennen und *Wellingtonia* hat nennen wollen. Dazu liegt, wenn man nur die 2x-Generation betrachtet, kein Grund vor, denn die Zapfen und männlichen Blüten sind nur in der Größe, sonst nicht verschieden, und in Kalifornien kommen bei *S. sempervirens* auch Zapfen vor, welche sich in der Größe denen von *S. (Wellingtonia) gigantea* nähern. Während *S. sempervirens* neben den zweizeilig gestellten Blättern, je nach Alter und Entwickelung, an fruchttragenden Zweigen, auch pfriemlich-dachziegelige Blätter wie *S. (Wellingtonia) gigantea* trägt, sollen nach Hooker an *S. (Wellingtonia) gigantea* neben den pfriemlich herablaufenden Blättern auch zweizeilig gestellte Blätter beobachtet sein. In ihren x-Generationen sind beide Arten aber so sehr verschieden, daß eine generische Trennung völlig berechtigt erscheint.

Ganz eigentümlich ist die Lebenszähigkeit der *S. (Wellingtonia) gigantea*. So schreibt Beissner: „Wiederholt beobachtete ich Stämme von Beinstärke, welche, durch Frost beschädigt, abgeschnitten werden mußten und in wenigen Jahren den Schaden dahin ersetzten, daß sie kräftige Köpfe trieben, die Wunden überwallten und ihre pyramidale Gestalt genau wie vorher wiedererlangten. Wenige *Coniferen* lassen sich solches Abwerfen des Stammes gefallen.“

Von *S. (Wellingtonia) gigantea* weicht

Sequoia sempervirens

auf den ersten Blick durch ihre *Taxus*-artigen, zweizeiligen Blätter recht auffallend ab.

Sie ist, wie wir sahen, auf die Coast-Range in Kalifornien beschränkt, also auf die Region der größten Luft- und Bodenfeuchtigkeit, wo sie die Täler und Schluchten in geringen Erhebungen über dem Meere erfüllt und ihre beste Entwickelung in der subtropischen Vegetationszone erreicht.

Auch sie bildet riesige Bäume mit schlanken pyramidalen Kronen. Dr. MAYR maß einen Baum von 94 m Höhe, der in Brusthöhe 15 m Umfang hatte, bei 70 m Höhe begannen die ersten großen, grünen Aeste, dürre Aeste waren nicht vorhanden.



Fig. 57. Sequoia sempervirens. 1, 2, 3 Zweige, Original nach Exemplaren im Reichsherbarium (No. 901137, 46; No. 908356, 21; Fig. 2 u. 3 = No. 641 BAENITZ). 5—9 nach BEISSNER. 5, 7 Mikrosporophylle. 6 ♂ Blüten. 4, 9 Zapfen. 8 Makrosporophyll.

Der Stamm ist gerade, zylindrisch, mit roter, rissiger Rinde bekleidet, er liefert ein rotes, sehr leichtes, dauerhaftes Nutzholz, welches in Kalifornien unter allen Hölzern als Redwood mit am höchsten geschätzt wird.

Die Aeste sind fast quirlständig, nicht lang abstehend, die unteren leicht übergebogen, die oberen aufrecht abstehend. Die Zweige sind fast zweizeilig, kantig. Blätter unten angewachsen, herablaufend, oben frei abstehend, fast zweizeilig, steif lederartig bleibend, lineal, etwas sichelförmig, plötzlich in eine stechende Spitze ausgezogen, oben glänzendgrün, in der Mitte mit einer Längsfurche, unten mit zwei weißen Spaltöffnungslinien gezeichnet, 10—20 mm lang, 2—$2^1/_2$ mm breit, bisweilen verkürzt, spiralig-dachziegelig, lanzettlich, zugespitzt, mit gekieltem, konvexem Rücken.

An den blühenden Zweigen werden die Blätter denen der *Sequoia (Wellingtonia) gigantea* auffallend ähnlich, sie sind auch nicht zweizeilig gescheitelt, sondern mehr allseitswendig.

Zapfen weit kleiner als bei *S. (Wellingtonia) gigantea*, 18—25 mm lang, 15—18 mm breit, schwarzbraun, eirund-kugelig, aufrecht an kurzen Zweigen. Schuppen mehrere, schildförmig, spiralig um die Achse angeordnet, nach dem Samenausfall weit klaffend, mit keilförmiger Basis, an der Spitze mit länglich-trapezförmiger Scheibe, auf dem Rücken in einer Vertiefung eine borstige Spitze tragend. Samen bis 5 unter der Schuppe, braunrot, wenig kürzer als diese, zusammengedrückt, eirund-stumpf, beiderseits schmal geflügelt.

Auch *S. sempervirens* ist sehr regenerationsfähig und bildet gern nach dem Abhauen Stockausschlag.

Bisweilen bilden solche alte Stümpfe weiße Wassertriebe (Geo. J. Pierce, Studies on the Coast-Redwood, Sequoia sempervirens Endl., Proc. California Academy of Science, Ser. III, Vol. 2, 1901, p. 83). Mir ist die Arbeit nur aus einem Referat von v. Schrenk, Bot. Centralbl., Bd. 89, 1902, S. 36 bekannt. Dort heißt es:

„The author describes the formation of white suckers from the stumps of old redwood trees. He finds that the white leaves and stems differ materially from the green suckers of the same locality, particularly in the thinner cellwalls, and in the complete absence of the palisade parenchyma. He ascribes the total absence of chlorophyll to the absence of sufficient warmth at the time the buds start to form the suckers, and discusses this at some length. The white forming sucker derives all of its nutrition from the underground parts of the tree, i. e. it is a distinct parasite, which has lost the faculty for forming chlorophyll even after warm weather sets in, because the necessity for such formation is no longer present. The inherited tendency to form chlorophyll is counterbalanced by the peculiar action of the environment, which gives the vegetatively produced offspring an abundant foodsupply. As soon as the stimulus necessary to bring about independent food formation, i. e. dependence upon itself, becomes active, the sucker produced a green leaf. Pierce believes that the 'white redwood serves as an index of the relative powers of heredity and environment, or, more definitely, of heredity and of the influence of, and the power of reaction to, certain stimuli'. He concluded by asking, 'May it not be that what we call heredity, is really the response to similar stimuli and combinations of stimuli occurring in orderly succession in the course of nature?' "

Die Entwickelung der x-Generation

ist in bezug auf die Prothalliumentwickelung bei *S. sempervirens* und *S. (Wellingtonia) gigantea* außerordentlich verschieden.

Betrachten wir zunächst

Sequoia sempervirens,

von welcher sehr eingehende Untersuchungen von A. A. Lawson (The gametophytes, archegonia, fertilization and embryo of Sequoia sempervirens, Ann. of Bot., XVIII, 1904, p. 9 ff.) vorliegen, deren Hauptresultate aber schon früher von Arnoldi (1900, 1901) gefunden worden waren, während Shaw 1896 (Bot. Gaz., XXI) die Entwickelung der Blüten verfolgt hatte, eine Arbeit, welche mir leider nicht zugänglich ist.

LAWSON sammelte sein Material im Campus der Leland Stanford University, wo über 100 Exemplare dieser Art vorhanden sind. Trotz ihrer Jugend produzieren sie jedes Jahr reichlich Früchte.

Als Konservierungsmittel wurden versucht:

I. FLEMMINGS schwache Lösung:
   25 ccm einer 1-proz. Chromsäurelösung
   10 „ „ „ Essigsäurelösung
   10 „ „ „ Osmiumsäurelösung
   55 „ Aq. dest.
II. FLEMMINGS starke Lösung
III. Chromessigsäure
IV. 1-proz. Chromsäure
V. Alkoholessigsäure.

I, III und IV gaben die besten Resultate, I vielleicht die allerbesten, V taugte nichts. Die Fixierungsflüssigkeiten wurden mitgenommen beim Sammeln, das Material direkt hineingesteckt und mittels Wattepfropfen unter der Flüssigkeit gehalten. Die Ovula wurden abgenommen und fixiert, was aber bei den etwas älteren Stadien nach dem Eindringen der Pollenschläuche nicht mehr genügte; es mußte das Integument entfernt werden. Dies geschah innerhalb der Flüssigkeit mittels Skalpells und Pinzette, was nach einiger Uebung schnell geht. Für weitere Einzelheiten sei auf das Original verwiesen.

Die ♂ x-Generation.

Die Reduktionsteilung in der Mikrosporenmutterzelle, welche die Bildung der Tetraden einleitet, findet in der 1. Dezemberwoche statt, und 8 oder 10 Tage später sind die Mikrosporen gebildet, sie enthalten dann einen Kern (Fig. 58, 1). Etwa eine Woche vor dem Ausstreuen aber teilt sich dieser Kern (Fig. 58, 2), von diesen Teilprodukten ist der größere der Pollenschlauchnucleus, der kleinere der generative; wir haben also denselben Fall wie bei den *Cupressineen*:

II
III

Bestäubung findet in der 1. Januarwoche statt, wenn die weiblichen Blüten eben erschienen sind. Während dieser Zeit sind die Bäume anhaltend von einer Pollenwolke eingehüllt, so daß es fast unmöglich ist, daß ein exponiertes Ovulum unbestäubt bleibt.

Zu dieser Zeit ist das Integument des Ovulums etwa ebenso lang oder etwas länger wie der Nucellus, und es werden 4—6 Pollenkörner auf der Nucellusspitze abgelagert. Diese Pollenkörner bleiben hier 3—4 Wochen, ohne weiterzukeimen, dann wächst das Integument über sie weg und schließt die Mikropyle.

Die Pollenkörner sprengen dann die Exine, bilden einen Pollenschlauch, der über die Spitze des Nucellus kriecht, und 1 oder 2 können dabei in die Spalte zwischen Nucellus und Integument hineinwachsen (Fig. 58, 3). Andere wachsen aber in den Nucellus hinein (Fig. 58, 4), meistens funktionieren 3—4 Schläuche. Sie befinden sich meistens zwischen dem Endosperm und den Resten des Nucellargewebes, andere dringen bis in das Endosperm vor. Verzweigung der Schläuche, von der SHAW berichtet, hat LAWSON nie konstatieren können.

In dem Augenblicke, wo der Schlauch in den Nucellus eindringt, hat sich der generative Kern geteilt; wie Fig. 58, 4 zeigt, sind jetzt 3 Kerne im Pollenschlauch vorhanden, der Pollenschlauchkern und der Stiel- und Körperzellenkern. Bald nimmt letzterer sehr an Größe zu

(Fig. 58, 5) und umgibt sich mit einer Energide, welche sogar eine Membran bildet, also zur Körperzelle wird (Fig. 58, 6). Diese ist Ende Mai bis Mitte Juni fertig. Dann teilt sich der Kern der Körperzelle, ohne auch nur einen Rest des bei *Cycadeen* und *Ginkgo* vorhandenen Blepharoblasten zu zeigen (Fig. 58, 7).

Dann teilt sich die Körperzelle in 2 mit Membran umgebene männliche, gleich große Zellen (Fig. 58, 8), beide funktionieren und werden später kugelig. Es tritt später aber nur der Kern der männlichen Zelle in das Archegon ein, was bei keiner anderen *Conifere* geschieht, indem überall sonst die männliche Zelle (Energide? LOTSY) als Ganzes in das Archegon vordringt.

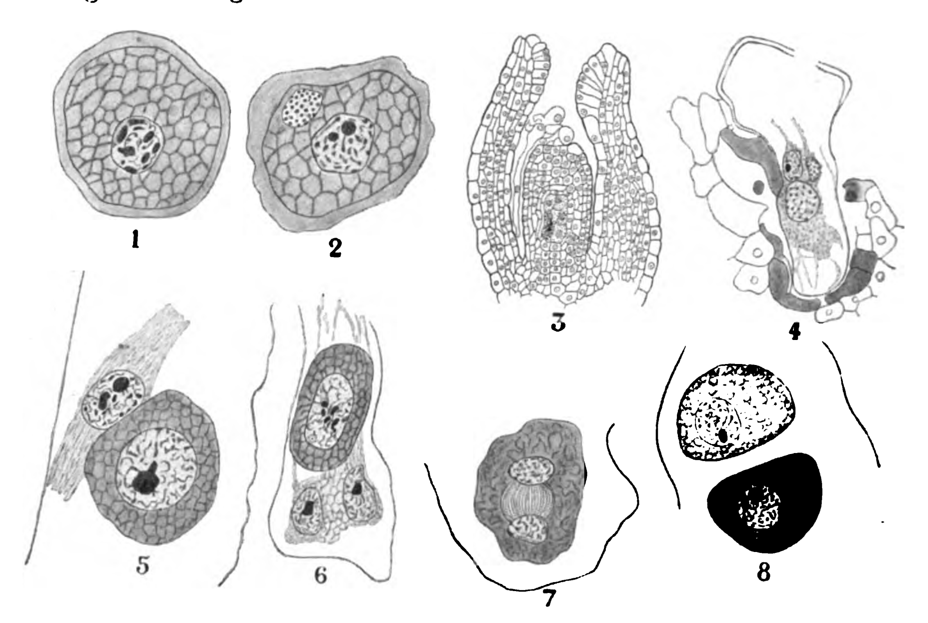


Fig. 58. Sequoia sempervirens, nach LAWSON. 1 Mikrospore, 2 Wochen vor der Ausstreuung. 2 Idem, zur Zeit der Ausstreuung. 3 Bestäubtes Ovulum im Längsschnitt, im Zentrum des Nucellus 6 Makrosporenmutterzellen. 4 Pollenschlauch, die generative Zelle geteilt, so daß jetzt 3 Kerne vorhanden sind. 5 Pollenschlauchspitze mit erwachsener Körperzelle und Stielkern. 6 Idem, die Körperzelle hinten, vorn Pollenschlauchkern und Stielkern. 7 Die Körperzelle in Teilung. 8 Die beiden aus der Teilung der Körperzelle hervorgegangenen ♂ Zellen.

Die ♀ x-Generation.

Die hypodermale Schicht des Mikrosporangiums (Nucellus) kann 5—6 Makrosporenmutterzellen bilden. Schließlich liegen sie ungefähr im Zentrum des Nucellus, 5—6 Zellenschichten unter der Epidermis. Die Zahl variiert zwischen 4 und 6, 5 und 6 sind wohl die häufigsten Zahlen. Sie teilen sich zweimal; da aber die letzte Teilung sich nicht entwickelt, entstehen nur 10—12 Makrosporen. Bald nach deren Bildung umgeben sie sich mit deutlichen Membranen und fangen fast sofort zu keimen an. Sie wachsen in die Länge und teilen ihren Kern, dabei die umgebenden Nucelluszellen zerstörend. Die meisten zeigen nach der ersten Kernteilung keine weitere Entwickelung, 2 oder 3 aber verlängern sich, und zwar in der Richtung der Chalaza (vergl. Fig. 59, 11).

Hier sind 8 Makrosporen gekeimt, von denen aber 5 nur wenig wuchsen; diese gehen zugrunde, und von den 2 oder 3 größeren wuchs in diesem Falle eine am schnellsten, diese nennt LAWSON das primäre Prothallium, die eine oder zwei anderen sekundäre Prothallien. Diese Ausdrücke sind wenig glücklich, ich werde lieber die erste als das funktionierende, die eine oder zwei anderen als die gehemmten Prothallien andeuten.

Sowohl in den funktionierenden wie in den gehemmten Prothallien teilen sich die Nuclei schnell in 2, 4, 8, 16 und 32 Tochterkerne usw. Anfänglich liegen die Kerne in einer Reihe (Fig. 59, 12). Jetzt fängt die Entwickelung des funktionierenden Prothalliums erst recht an, die gehemmten bringen es nie zur Bildung eines richtigen Prothalliumgewebes. Die ersten Entwickelungsstadien sind also wie bei *Taxus, Pinus* etc., die weitere Entwickelung des funktionierenden Prothalliums weicht aber von der üblichen Weise bei den *Coniferen* ab und gleicht sehr der bei *Gnetum* nachgewiesenen Endospermbildung.

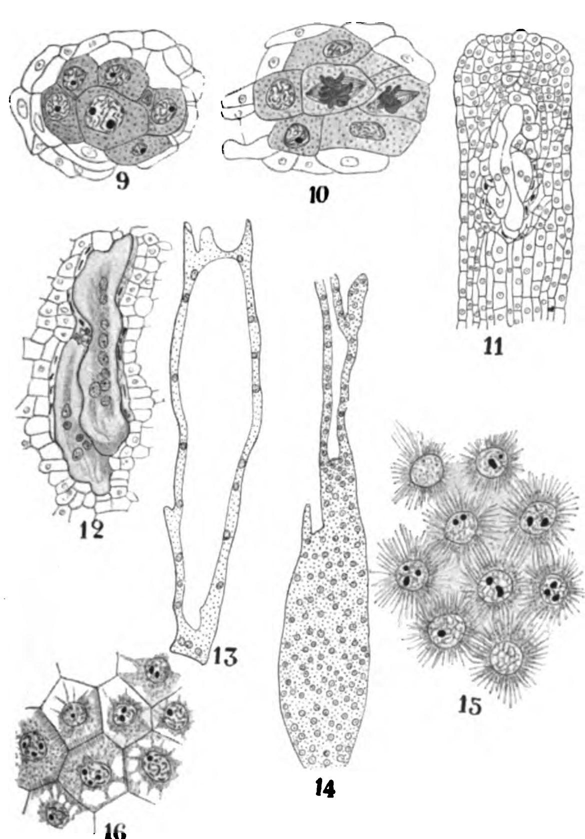


Fig. 59. Sequoia sempervirens, nach LAWSON. 9 Längsschnitt durch den zentralen Teil des Nucellus, 6 Makrosporenmutterzellen zeigend. 10 Idem, die Makrosporenmutterzellen in Teilung, zwei Reduktionsspindeln sichtbar. 11 Längsschnitt des Nucellus mit 8 keimenden Makrosporen. 12 Zwei weitergekeimte Makrosporen. 13 Funktionierendes junges Prothallium. 14 Idem, etwas älter. 15 Ein Teil eines funktionierenden Prothalliums, eben nach der letzten Teilung der freien Kerne. 16 Zellbildung, Stadium unmittelbar auf das der Fig. 15 folgend.

Die Vakuolen der funktionierenden Makrospore verschmelzen zu einer großen zentralen Vakuole, die das Plasma an die Wand drückt (Fig. 59, 13). Im wandständigen Plasma liegen jetzt viele Kerne, welche sich schnell vermehren, während das Cytoplasma sehr zunimmt. Cytoplasma und Kerne sammeln sich am unteren Ende der Makrospore, wodurch die Vakuole kleiner und auf das obere Ende beschränkt wird (Fig. 59, 14). Kurz bevor Zellwände im Prothallium gebildet werden, gehen die Kerne fast simultan eine letzte Teilung ein, jedoch nicht so gleichzeitig, daß bei der großen Zahl von Kernen nicht viele verschiedene Stadien der Karyokinesen beobachtet werden konnten. Die Zahl der Chromosomen scheint 16 zu sein. Diese ver-

schiedenen Teilungsstadien üben natürlich ihren Einfluß auf die Bildung der Zellwände aus, so daß diese in den verschiedenen Regionen des Prothalliums in allerlei Bildungsstadien sichtbar sind. Während die Tochterkerne organisiert werden, bleiben die Verbindungsfäden der Kernspindel bestehen und nehmen an Anzahl zu, so daß jeder Tochterkern von einem System kinoplasmatischer Strahlen umgeben ist. Diese Kinoplasmastrahlen verbinden nicht nur die Schwesterkerne, sondern treten auch in Verbindung mit den Kinoplasmastrahlen benachbarter Kerne (Fig. 59, 15). Um jeden Kern bildet sich dann die Zellwand durch Verdickungsknoten in den Kinoplasmastrahlen.

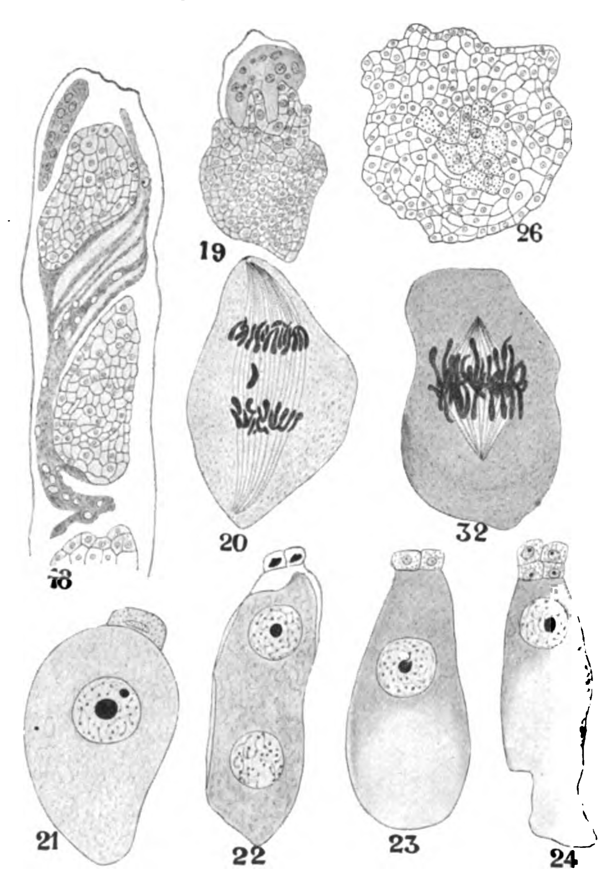


Fig. 60. Sequoia sempervirens, nach LAWSON. 18 Längsschnitt, ein funktionierendes Prothallium in einem vorgeschrittenen Entwickelungsstadium zeigend; es hat schon zelluläres Gewebe gebildet, um dasselbe herum ist ein gehemmtes Prothallium gewunden. 19 Querschnitt, den innigen Zusammenhang zwischen den funktionierenden und den gehemmten Prothallien zeigend. 20 Archegoninitial in Teilung. 21—24 Weiterentwickelung des Archegons. 26 Querschnitt einer Archegongruppe. 32 Erste Teilung des Zygotekernes.

Im oberen Teile des Prothalliums sind oft einige Zellen sehr lang, wodurch der Irrtum ARNOLDIS entstand, daß dort Alveolen, wie Fräulein SOKOLOWA bei anderen *Coniferen* beschrieb, entstehen. Dem ist nicht so. Auch ist die Archegonienbildung nicht, wie ARNOLDI will, auf den oberen Teil des Prothalliums beschränkt, dieses also scharf in einen generativen und einen vegetativen Teil differenziert. Auch unterhalb des oberen Teiles können die Archegoninitialen entstehen.

ARNOLDI beschreibt hingegen bei *S. (Wellingtonia) gigantea* eine Endospermbildung nach dem üblichen *Coniferen*-Typus, was bei zwei so nahe verwandten Arten recht auffallend wäre, und er trennt sie denn auch generisch und nennt letztere *Wellingtonia gigantea*. Die gehemmten Prothallien entwickeln sich bei *S. sempervirens* sehr sonderbar, sie können zu langen Schläuchen auswachsen, wobei sie sich um das funktionierende Prothallium herumwinden (Fig. 60, 18). Auch wachsen Fortsätze des funktionierenden Prothalliums in die gehemmten hinein und saugen sie aus (Fig. 60, 19).

Das funktionierende Prothallium braucht etwa 3 Monate zu seiner Entwickelung. Die Makrosporen werden in der ersten Märzwoche gebildet, die ersten Archegoninitialen wurden am 8. Juni beobachtet. Dann ist das Nucellargewebe so gut wie geschwunden, nur die Epidermisschicht des Nucellus ist noch vorhanden. Die Interpretierung ist jetzt nicht leicht, denn außer dem funktionierenden Prothallium sind meistens 1 oder 2 gehemmte Prothallien und 3—4 Pollenschläuche vorhanden.

Die Archegonien.

Sehr bald nachdem das Prothallium zellulär geworden ist, differenzieren sich einige Zellen in der oberen Hälfte desselben zu Archegoninitialen. Sie sind sehr zahlreich und liegen nicht an der Oberfläche des Prothalliums, sondern in der Nähe der Achse. Auf Querschnitten sind sie leicht zu sehen (Fig. 60, 26). Sie wachsen schnell und erreichen bald ein Vielfaches ihrer ursprünglichen Größe. Die erste Teilung des Kerns der Initiale, welche zur Bildung der primären Halszelle führt, findet etwa am 25. Juni statt. Es zeigt sich, daß die Zahl der Chromosomen die Hälfte von der des Sporophyten ist (vergl. Fig. 60, 20 mit Fig. 60, 32).

Um die Archegoninitialen bilden sich sehr unregelmäßig angeordnete Mantelzellen. Während einige Archegonien fast vollständig von solchen umgeben sind, entbehren andere solcher fast ganz. Die unregelmäßige Verteilung der Mantelzellen über das Prothallium und die völlige Uebereinstimmung ihrer Struktur mit der junger Archegoninitialen „suggest very strongly that the jacket-cells are archegonial initials which have become sterile“. Nach der Kernteilung wird eine Querwand gebildet, wodurch Zentralzelle und primäre Halszelle entstehen, erstere nimmt bald sehr an Umfang zu (Fig. 60, 21). Fig. 60, 22, 23 zeigt die weitere Entwickelung des Archegons. Meistens sind also nur zwei Halszellen vorhanden, bisweilen aber auch vier, wenn auch selten (Fig. 60, 24).

Eigentümlich ist, daß viele Archegonien offenbar vom Pollenschlauch in ihrem Wachstum beeinflußt werden. Lange bevor die Archegonien gebildet sind, sind die Pollenschläuche in das Endosperm eingedrungen, so daß sie nicht auf die Archegonien zuwachsen können, es zeigt sich nun aber, daß im Gegenteil die Archegonien dem Pollenschlauch entgegenwachsen, bis deren Hals mit einem Pollenschlauch in Berührung kommt (Fig. 61, 27). So wachsen die Archegonien, wenn der Pollenschlauch zwischen Nucellus und Integument hinunterwächst, der Peripherie entgegen (Fig. 61, 17). Die Bauchkanalzelle wird nur durch deren Kern repräsentiert (Fig. 60, 22), wie bei allen *Cupressineae* inkl. *Taxodium*; aber auch bei *Sequoia, Podocarpus, Cephalotaxus* und *Torreya*. Eine Bauchkanalzelle scheint nur bei den *Abietineen* vorzukommen, welche also in dieser Hinsicht primitiver, durch ihre nackten Spermnuclei statt Spermazellen aber weniger primitiv als die *Cupressineen* sind. Wenn das Archegon empfängnisfähig ist, ist der Bauchkanalkern durch Desorganisation gänzlich zugrunde gegangen. Seine kurze Existenz ist wohl der Grund, daß SHAW und ARNOLDI angeben, er fehle *Sequoia* gänzlich. Fig. 60, 23 zeigt ein typisches, zur Befruchtung bereites Archegon.

Befruchtung.

Wir sahen schon, daß die Archegonien dem Pollenschlauch entgegenwachsen. Fig. 61, 27 zeigt einen Prothalliumquerschnitt mit 4 Arche-

gonen, welche in einem Halbkreise liegen, mit ihren Halszellen in Kontakt mit der Wand des Pollenschlauches. Ein Längsschnitt würde 10—15 Archegone in einer Reihe zeigen, mit deren Halszellen nach dem Pollenschlauch hin gerichtet. Die Archegone sind nicht alle nach einem Pollenschlauch hin gerichtet, sondern jeder der meistens in der Zahl von 3—4 vorhandenen Pollenschläuche hat eine Anzahl Archegone angezogen. Offenbar sucht also hier das weibliche Organ das männliche. Die große Zahl der Archegone und deren eigentümliche Anordnung um die Pollenschläuche herum erleichtert sehr die Befruchtung. Wenn die Archegonien

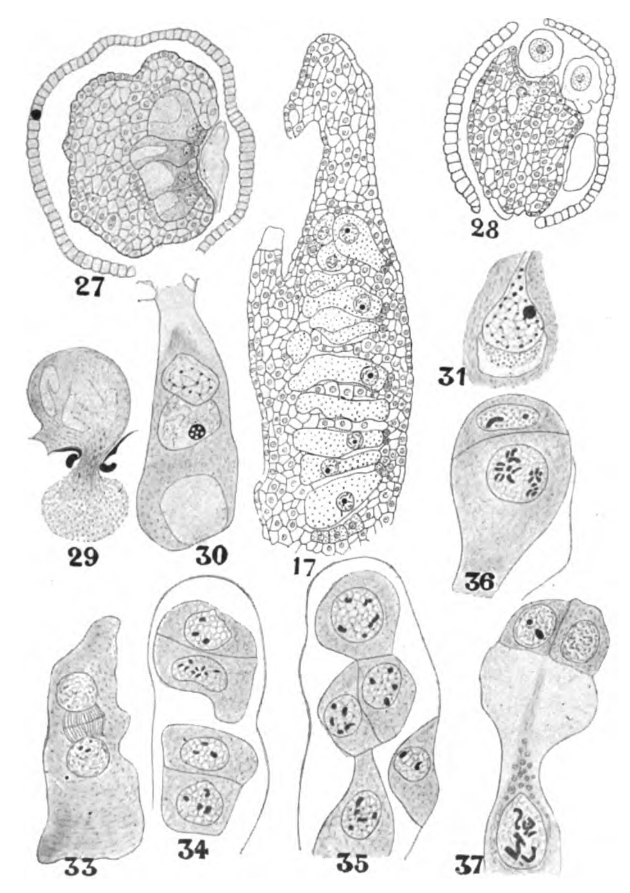


Fig. 61. Sequoia sempervirens, nach Lawson. 17 Längsschnitt des oberen Teiles eines Prothalliums, die Anordnung der Archegonien zeigend. 27 Querschnitt durch den oberen Teil eines Prothalliums, rechts ein Pollenschlauch in Kontakt mit 4 Archegonien. 28 Querschnitt eines Prothalliums mit 3 Pollenschläuchen. 29 Eine kernlose männliche Zelle, wie sie aussieht, nachdem der Kern in das Ei übergetreten ist. 30 Ein Archegon unmittelbar nach dem Eintritt des ♂ Kernes. 31 Kopulation des ♂ und des ♀ Kernes, oben der ♂, unten der ♀. 33—37 Embryoentwickelung. 33 Erste Teilung der Zygote. 34 Jeder Tochterkern der ersten Teilung hat sich wieder geteilt, so daß der Proembryo jetzt aus 4 Zellen besteht. 35 Aelteres Stadium des Proembryos. 36 Junges Stadium in der Entwickelung des Suspensors mit der ersten Zelle des eigentlichen Embryos an der Spitze. 37 Der eigentliche Embryo zweizellig geworden.

reif sind, sind sie bloß durch jenen Teil der Pollenschlauchwand, der der Oeffnung zwischen den beiden Halszellen anliegt, von den männlichen Zellen getrennt. Zu dieser Zeit sind die beiden männlichen Zellen kugelig geworden und liegen hintereinander im Pollenschlauch. Die Wand des Pollenschlauches wird nun an der Stelle, wo sie dem Halse eines Archegons anliegt, aufgelöst, die am nächsten benachbarte männliche Zelle dringt etwas in diese Oeffnung vor, jedoch keineswegs in das Archegon ein, sondern läßt nur ihren Spermakern höchstens mit etwas Cytoplasma übertreten, wonach dieser sofort mit dem Eikern verschmilzt (Fig. 61, 31). Der größte Teil der männlichen Zelle bleibt im Pollenschlauch zurück. Es ist dies ein bis jetzt bei *Coniferen* nirgends sonst beobachteter Fall.

Bei allen *Coniferen*, mit Ausnahme der *Cupressineen*, wird entweder der ganze Pollenschlauchinhalt oder es werden doch wenigstens beide männlichen Kerne in das Archegon entleert, hier aber befruchtet der Nucleus der zweiten männlichen Zelle ein zweites Archegon, beide Kerne funktionieren hier also, während bei *Pinus* z. B. einer der beiden in dasselbe Archegon eingetretenen Spermakerne zugrunde geht. Im Funktionieren beider männlichen Kerne stimmt *Sequoia sempervirens* also mit den *Cupressineen* überein, hat aber eine ganz andere Endospermbildung und Befruchtungsweise.

Der männliche Kern dringt in den Eikern des betreffenden Archegons ein, beide Kerne sind etwa gleichgroß, so daß der eindringende männliche Kern nur teilweise von der Membran des weiblichen umgeben wird. Die trennende Membran zwischen den beiden Kernen zerreißt viel früher als bei *Pinus*; die chromatischen Inhaltsbestandteile der beiden Kerne fließen zusammen und bilden ein gemeinsames Netzwerk, in welchem ♂ und ♀ Elemente nicht länger unterschieden werden können. Der Zygotekern liegt zentral.

Embryobildung.

Die Achse der ersten Teilung des Zygotekernes liegt in der Längsachse des Archegons. Die weitere Entwickelung des Embryos verläuft ganz anders wie bei den anderen *Coniferen*. Bei letzteren bildet, wie wir sahen, der Zygotekern eine Anzahl freier Kerne, welche sich an der Basis der Zygote einfinden und dort durch Teilung 3 Etagen von bewandeten Zellen entstehen lassen. Die obere Etage funktioniert als Haustorium, welches das Archegon aussaugt, die mittlere bildet die Suspensoren und die untere den Embryo.

Ganz anders bei *Sequoia*. Aus der Teilung des Zygotekernes resultiert nicht Bildung freier Kerne, sondern es teilt sich gleichzeitig die Zygote selbst, das wiederholt sich noch einmal, wonach die Zygote in 4 hintereinander in einer Reihe gelegene Zellen zerlegt wird (Fig. 61, 34). Im nächsten zur Beobachtung gelangten Stadium (Fig. 61, 35) sind 5 Zellen vorhanden, von welchen die fünfte durch Teilung der unteren Zelle in der Reihe von vier entstanden ist. Diese fünfte Zelle vergrößert sich und teilt sich dann (Fig. 61, 36). Von diesen beiden letzteren wird die Endzelle zum Embryo, die andere zum Suspensor (Fig. 61, 37), welcher den Embryo in das Endosperm hineinschiebt.

Sequoia sempervirens ist also eine sowohl in bezug auf ihre Prothalliumentwickelung, in welcher sie an *Gnetum* erinnert, wie auf ihre Embryobildung, die von allem bei *Coniferen* Bekannten verschieden ist, sehr abweichende *Conifere*.

Hingegen weicht

Wellingtonia (Sequoia) gigantea

in bezug auf ihre Prothalliumentwickelung nicht vom üblichen *Coniferen*-Typus ab. Lernen wir letzteren zunächst einmal an der Hand der Untersuchungen von Frl. Sokolowa kennen, welche die erste war, die diese richtig gestellt hat. Sie untersuchte *Pinus pumilio*, *P. silvestris*, *Juniperus communis*, *Cupressus Lawsoniana*, *Cryptomeria japonica*, *Taxus baccata* und *Cephalotaxus Fortunei*, sowie die *Gnetacee: Ephedra*. Das Material war in 95-proz. Alkohol konserviert.

Während der Bildung des Endosperms ist die Makrospore eine freie Zelle mit abgerundeter Kontur, frei, weil das sie umgebende Nucellargewebe in einiger Entfernung zerstört worden ist. Die Makrospore ist mit bloßem Auge sichtbar, und man kann sie aus einem etwas dicken Schnitte mit der Nadel leicht herausnehmen. Die Endospermbildung wird eingeleitet durch Kernteilung, und bald findet sich ein protoplasmatischer Wandbelag mit vielen Kernen in einer einzigen Schicht angeordnet (Fig. 62, 1). Nun entstehen, wie bei den Angiospermen, in dem protoplasmatischen Wandbelag, in gleicher Entfernung zwischen je 2 Kernen, Zellwände, welche den Wandbelag in polygonale Alveolen zerlegen, welche nach innen zu offen sind (Fig. 62, 2). Diese Alveolen wachsen nach dem Zentrum der Mikrospore hin, bis sie sich endlich in der Mittellinie derselben berühren und sich schließen (Figur 62, 3—7). Nicht alle Alveolen erreichen jedoch das Zentrum, einige schließen sich dadurch, daß die Wände konvergieren, schon früher (Figur 62, 8). Erst später treten Querwände auf, wodurch das Endosperm in gewöhnliche Zellen zerlegt wird (Fig. 62, 9, 10).

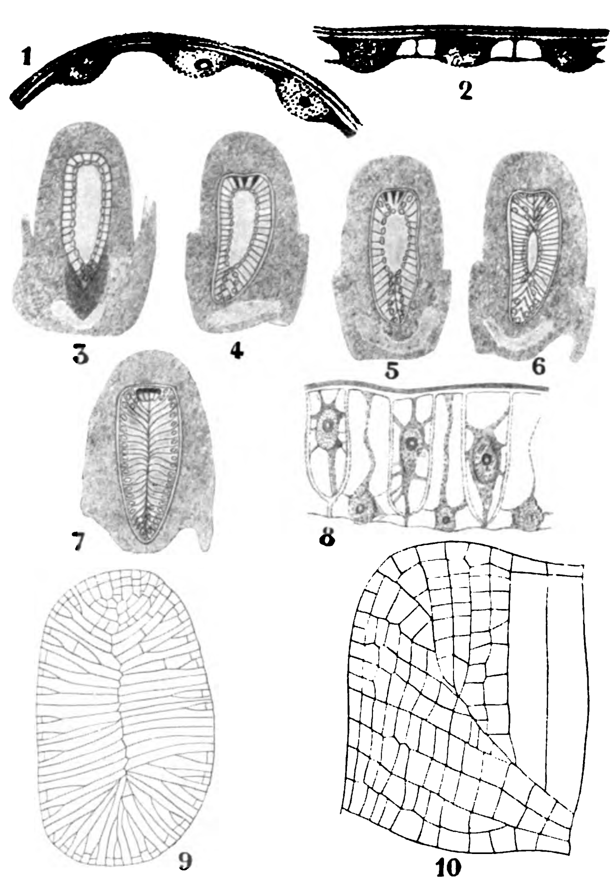


Fig. 62. Prothalliumbildung bei Coniferen und bei Ephedra, nach Frl. SOKOLOWA. 1 Pinus pumilio, Teil eines Querschnittes des Embryosackes, die doppelte Membran und die Plasmaschicht mit den Kernen zeigend. 2 Pinus silvestris, Anfang der Alveolenbildung. 3—7 Ephedra vulgaris, Endospermbildung auf dem Alveolenwege. 8 Cephalotaxus Fortunei, Alveolenbildung, einige schon geschlossen, andere noch offen. 9 Pinus silvestris, Längsschnitt des Prothalliums. 10 Juniperus communis, Teil eines Längsschnittes des Prothalliums, nämlich die Hälfte des oberen Teiles, rechts zwei Archegonien.

Wir sehen also, daß kleinere und größere Alveolen gebildet werden. Die kleineren sind zuerst fertig, und ein Teil von ihnen wird zu Archegonien, wir können also sagen, daß in gewissem Sinne die Archegonien bei den Gymnospermen früher fertig sind als das Endosperm. Wenn letzteres noch etwas mehr gehemmt würde, würden wir einen Fall haben, wo die Archegonien angelegt werden, bevor Endosperm

gebildet wird, also einen Fall, der, wie Frl. SOKOLOWA S. 478 bemerkt, dem der Angiospermen analog wäre, wo der Eiapparat gebildet wird, bevor Endosperm vorhanden ist. Zumal bei *Pinus*-Arten mit einem apikal gelegenen Archegonium würde eine solche Hemmung der Endospermbildung zu einem ähnlichen Fall wie bei den Angiospermen führen. Wir wollen jedoch darauf hier nicht eingehen, weil über die Deutung des Embryosackes der Angiospermen viele verschiedene Ansichten bestehen, welche wir später erörtern wollen.

Wie sahen nun schon, daß bei

Wellingtonia (Sequoia) gigantea

nach ARNOLDI das Endosperm in der üblichen *Coniferen*-Weise durch Alveolenbildung entsteht. Während *S. sempervirens* mehrere Embryosäcke hat, von denen einer oder auch mehrere, wie es nach ARNOLDI öfters vorkommt, zur weiteren Entwickelung fähig sind, hat *W. gigantea* in ihren Samenknospen auf den späteren Entwickelungsstadien nur einen einzigen Embryosack, es sind zwar mehrere auf jüngeren Entwickelungsstadien zu sehen, diese werden aber später von dem Hauptembryosack vollständig vernichtet.

Fig. 63. Wellingtonia (Sequoia) gigantea, nach ARNOLDI. 1 Längsschnitt durch ein Ovulum. 2 Unterer Teil des Endosperms. 3 Mittlerer Teil des Endosperms. 4 Querschnitt durch das in Bildung begriffene Endosperm; die halbkreisförmigen Zellen links sind Reste des Archespors. 5 Längsschnitt durch ein Endosperm, in welchem verschiedene Archegonien gebildet sind; rechts das untere Ende eines Pollenschlauches mit einer generativen Zelle. 6 Querschnitt durch ein Endosperm mit zwei Archegonienkomplexen; im oberen Archegonkomplex das Ende eines Pollenschlauches mit generativer Zelle. 7 Drei Archegonien.

Die Archegonien liegen ebenso wie bei *S. sempervirens*, nur sind sie nicht so zahlreich. In dem oberen Teile des Endosperms liegen sie zerstreut und vereinigen sich gegen die Mitte des Endosperms oder etwas tiefer zu Komplexen, ebenso wie es bei *S. sempervirens* der Fall ist. Entweder wird ein solcher Komplex nur auf einer Seite oder auf beiden Seiten des Endosperms gebildet. Die Archegonien sind ebenso gebaut wie die von *S. sempervirens*. Die Embryobildung konnte leider nicht untersucht werden.

Der Unterschied in der Endospermbildung zwischen diesen beiden Pflanzen veranlaßt ARNOLDI, die Gattung *Wellingtonia* wieder aufzunehmen und von *Sequoia sempervirens* und *Wellingtonia gigantea* zu reden.

In die Nähe der *Sequoien* gehört vielleicht die Gattung

Athrotaxis DON. (*Arthrotaxis* ENDL.),

von welcher BEISSNER sagt:

„Alles wie bei *Sequoia*, nur die Spitze der Zapfenschuppen ist auf dem Rücken mit einer scharfen Spitze oder einem kegelförmigen Nabel versehen.“

Die 3, sämtlich in Tasmanien und Victoria wachsende Arten zählende Gattung wurde 1839 von DONN aufgestellt. Es sind, sagt BEISSNER:

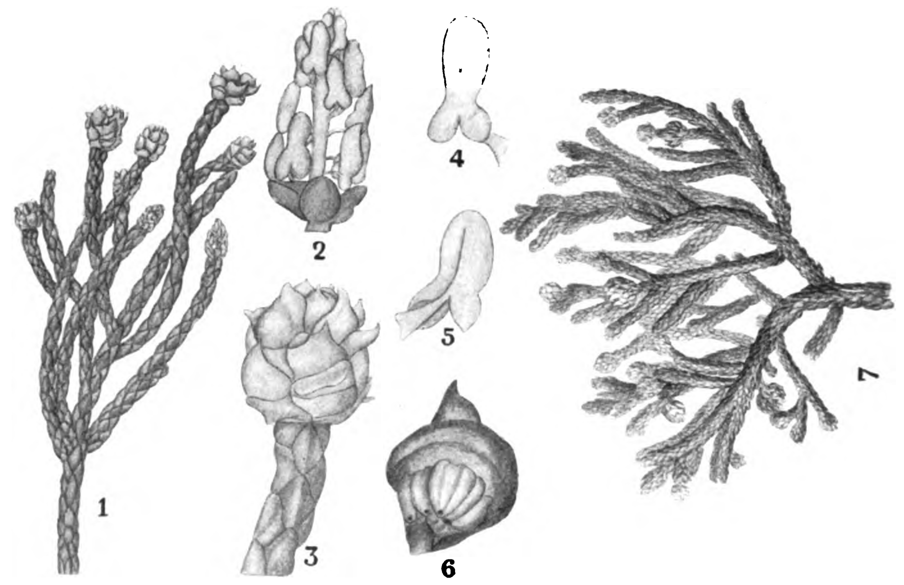


Fig. 64. Athrotaxis cupressoides DON., nach HOOKER. 1 Zweig mit ♂ und ♀ Blüten. 2 ♂ Blüte. 3 Frucht. 4, 5 Mikrosporophylle von oben und unten. 6 Samenschuppe. 7 Athrotaxis selaginoides, nach DONN.

„immergrüne, einhäusige Bäume, Blätter klein, spiralig gedrängt, dicht oder locker dachziegelig, bald sehr kurz, stumpf angedrückt, bald locker, lanzettlich. Zapfen kugelig, erhärtet, fast holzig, oft $1^1/_2$—2 cm im Durchmesser. Im ersten Jahre reifend.“ Von der x-Generation ist nichts bekannt.

Sehen wir nun von *Athrotaxis*, deren x-Generation noch ganz unbekannt ist, ab, dann sind die *Sequoiaceae* offenbar alte Formen, welche wohl am besten an den Anfang der *Cupressineen* zu stellen sind. Aus ihnen sind wohl die *Cupressaceae* und die *Actinostrobaceae* hervorgegangen. *Cupressus* und *Chamaecyparis* haben mit den *Sequoien* die schildförmigen Makrosporophylle gemein, und ihre Prothalliumbildung findet wie bei *Wellingtonia gigantea* statt, während ihre Archegonien in einer Gruppe stehen, wie das auch für *Wellingtonia gigantea* normal zu sein scheint. Von den *Actinostrobaceen* kennen wir nur noch von *Widdringtonia* und von *Callitris* (zum Teil) die x-Generation, und diese zeigt, wie wir

sehen werden, gewisse Aehnlichkeiten mit der von *Sequoia sempervirens*, so daß wir wohl annehmen dürfen, daß die *Cupressaceae* und die *Actinostrobaceae* aus den *Sequoiaceen* hervorgegangen sind.

Wir wollen nun zunächst mit den

Cupressaceen

anfangen. Sie sind besonders interessant durch den Umstand, daß die Jugendformen sehr stark von den erwachsenen Formen abweichen. Während die Jugendform nadelförmige Blätter hat, besitzen die Zweige der erwachsenen Exemplare schuppenförmige. Nun ist es den Japanern gelungen, solche Jugendformen durch Stecklinge zu vermehren und auf dem Jugendzustande zu erhalten, und solche permanent gemachte Jugendformen weichen so sehr im Aussehen von der zugehörigen erwachsenen Form ab, daß ihre Zugehörigkeit erst durch Versuche, um welche sich zumal BEISSNER verdient gemacht hat, bewiesen werden konnte. Die Jugendformen wurden denn auch unter einem anderen generischen Namen, nämlich unter dem von *Retinospora* beschrieben, eine auch sonst noch falsche Benennung, da diese ursprünglich von SIEBOLD und ZUCCARINI für die in Japan heimischen *Chamaecyparis*-Arten benutzt wurde. Die Garten-*Retinosporen* sind aber nur fixierte Jugendformen von verschiedenen *Cupressineen*-Gattungen. Da der Uebergang von der Jugendform zur erwachsenen Form meistens nicht unvermittelt geschieht, gehört zu jeder Garten-*Retinospora* auch noch eine Uebergangsform, welche ebenfalls durch Stecklinge fixiert werden kann und zwischen ersterer und der erwachsenen Form vermittelt. Dieser Uebergang kann aber auch plötzlich oder fast plötzlich geschehen, indem an einer Jugendform (Garten-*Retinospora*) sich ein Zweig oder wohl auch die ganze Spitze zur erwachsenen Form umbildet. Andererseits kann die erwachsene Form atavistisch einen Zweig der Jugendform oder der Uebergangsform zeigen. Im allgemeinen tritt die Jugendform bei schlechter, die erwachsene Form bei guter Ernährung auf; daß man die Jugendform am besten reinhält durch wiederholtes Stecken, beruht wohl auf der dadurch bedingten wiederholten Ernährungsstörung; die Jugendform ist wohl stets steril, die Uebergangsform kann fertil werden.

Bis jetzt sind folgende Fälle bekannt:

I. ***Thuja occidentalis*** L., normale, fruchtbare Pflanze, aus Nordamerika;

dazu als Jugendform: *Thuja occidentalis ericoides hort.* Syn.: *Thuja ericoides hort.; T. Devriesiana hort.; Retinospora dubia* CARR.; *R. glaucescens* HOCHST.; *R. ericoides hort.* (non ZUCCARINI);

dazu als Uebergangsform: *Thuja occidentalis Ellwangeriana hort.* Syn.: *Thuja Ellwangeriana hort.*; *Retinospora Ellwangeriana hort.*

II. ***Biota orientalis*** ENDL., normale, fruchtbare Pflanze, aus China etc.

dazu als Jugendform: *Biota orientalis decussata* BEISSN. u. HOCHST. Syn.: *Retinospora juniperoides* CARR.; *R. rigida* CARR.; *R. squarrosa hort.* (non ZUCC.); *R. flavescens hort.; Chamaecyparis decussata hort.; Juniperus glauca hort.; Frenela glauca hort.* (non MIRB.);

dazu als Uebergangsform: *Biota orientalis meldensis hort.* Syn.: *Biota meldensis* LAWS.; *Thuja meldensis hort.; Thuja orientalis meldensis hort.; Thuja hybrida hort.; Retinospora meldensis hort.*

III. ***Chamaecyparis pisifera*** SIEB. et ZUCC., normale, fruchtbare Pflanze, aus Japan;

dazu als Jugendform: *Chamaecyparis pisifera squarrosa* BEISSN. u. HOCHST. Syn.: *Chamaecyparis squarrosa* SIEB. et ZUCC.; *Ch. leptoclada* ENDL.; *Ch. Veitchii hort.; Cupressus squarrosa* LAWS.; *Retinospora squarrosa* SIEB. et ZUCC.; *R. glauca hort.; R. leptoclada* SIEB.; *R. leptoclada* ZUCC.;

dazu als Uebergangsform: *Chamaecyparis pisifera plumosa.* Syn.: *Chamaecyparis plumosa hort.; Retinospora plumosa* VEITCH.

IV. ***Chamaecyparis sphaeroidea*** SPACH., normale, fruchtbare Pflanze aus Nordamerika;

dazu als Jugendform: *Chamaecyparis sphaeroidea ericoides* BEISSN. u. HOCHST. Syn.: *Chamaecyparis ericoides* CARR.; *Retinospora ericoides* ZUCC.; *Cupressus ericoides hort.; Juniperus ericoides* NOIS.; *Frenela ericoides hort.; Widdringtonia ericoides* KNIGHT;

dazu als Uebergangsform: *Chamaecyparis sphaeroidea andeleyensis* CARR. Syn.: *Chamaecyparis leptoclada* HOCHST.; *Retinospora leptoclada hort.* (non ZUCC.); *R. pseudosquarrosa* CARR., gehört gleichfalls als ähnliche Jugendform hierher.

V. ***Chamaecyparis nutkaensis*** SPACH., normale, fruchtbare Pflanze, aus Nordamerika, Alaska;

dazu als Jugendform: *Chamaecyparis nutkaensis ericoides* BEISSN.;

dazu als Uebergangsform: Bezweigung an jugendlichen, buschigen Pflanzen mit mehr nadelförmig abstehenden Schuppenblättern.

VI. ***Chamaecyparis Lawsoniana*** PARL., normale, fruchtbare Pflanze, aus Kalifornien;

dazu als Jugendform: *Chamaecyparis Lawsoniana squarrosa* MAYR (leider nicht in Kultur erhalten);

dazu als Uebergangsform: Bezweigung an jugendlichen, buschigen Pflanzen mit mehr nadelförmig abstehenden Schuppenblättern, z. B. *Chamaecyparis Lawsoniana ericoides* KENT.

VII. ***Chamaecyparis obtusa*** SIEB. et ZUCC., normale, fruchtbare Pflanze, aus Japan;

dazu als Jugendform: *Chamaecyparis obtusa ericoides hort. jap.* Syn.: *Juniperus Sanderii* MAST.; *Retinospora Sanderii* SANDER;

dazu als Uebergangsform: *Chamaecyparis obtusa Keteleerii* STAUD., mit nadelförmig abstehenden Blättern.

Die Sache mag hier an *Chamaecyparis* (Fig. 65) illustriert werden.

Es ist oben die Nomenklatur von BEISSNER befolgt worden, der unter den *Cupressaceen* mit schildförmigen Makrosporophyllen, welche also den *Sequoiaceen* am nächsten stehen, zwischen *Cupressus* und *Chamaecyparis* unterscheidet, indem er zu *Cupressus* die Formen mit mehr als 2 Ovulis pro Sporophyll und zweijähriger Zapfenreife, zu *Chamae-*

cyparis die Formen mit 2 Ovulis pro Sporophyll und mit einjähriger Zapfenreife rechnet. *Cupressus Lawsoniana* mit mehr als 2 Ovulis pro Sporophyll und einjähriger Zapfenreife bildet aber den unmittelbaren Uebergang, so daß es vielleicht besser ist mit MASTERS, der darin BENTHAM und HOOKER folgt, *Chamaecyparis* nur als Sektion von *Cupressus* anzusehen.



Fig. 65. Chamaecyparis pisifera SIEB. et ZUCC., nach BEISSNER. 1, 2 Jugendform (Ch. pisifera squarrosa). 3—6 Uebergangsform (Ch. pisifera plumosa). 7—10 Erwachsene Form (Ch. pisifera).

Diese Gattung

Cupressus (inkl. **Chamaecyparis**)

wurde von LINNÉ in seine „Genera Plantarum“ (1737) No. 1079 von TOURNEFORT übernommen, der sie alten Autoren, wie PLINIUS, CATO etc. entliehen hatte. Die typische Art ist *Cupressus sempervirens*, die berühmte Zypresse der Alten, im Mittelmeergebiete heimisch, vielfach angepflanzt und z. B. durch die Böcklingemälde überall bekannt geworden.

Die Gattung in dieser Fassung enthält Bäume mit polymorphen Blättern und monözischen Blüten. Die ♂ Blüten stehen an den Enden

der Zweige gepaart. Die Mikrosporophylle tragen 2—6 Mikrosporangien. Die ♀ Blüten stehen an den kurzen Zweigen einzeln oder selten büschelig und sind kugelförmig. Die Schuppen sind 3- bis 6-reihig, gegenüberstehend, die der äußeren Reihe und zuweilen die der inneren sind unfruchtbar. Die zentralen fruchtbaren, öfter 4 oder 6, während der Blüte breit eiförmig; Eichen 2 (*Chamaecyparis*), bis mehrere am Grunde der fruchtbaren Schuppen, oft zahlreich, aufrecht. Die Kegel brauchen, außer in der Sektion *Chamaecyparis*, zwei Jahre zum Reifen, sie sind kugelig oder oblong.

Von der Sektion *Eucupressus* sind 12 Arten bekannt aus dem Mittelmeergebiete (*C. sempervirens*), dem gemäßigtem Asien (z. B. *C. funebris* aus China, *C. torulosa* aus dem Himalaya), aus Nordamerika (z. B. die kalifornische *C. Lawsoniana*) und Mexiko. Die Sektion *Chamaecyparis* umfaßt 4 Arten aus Nordamerika: *C. nutkaensis* von der Nordwestküste von Nordamerika, *C. sphaeroidea* Spach. aus Kanada und Nordkarolina (und aus Japan *C. pisifera*, *C. obtusa*).

Die Gattung

Thuja

charakterisiert Beissner in folgender Weise:

Zapfen eiförmig oder länglich, Schuppen 6—8, selten 12, davon 2—6 (auch 1—3) fruchtbar. 2, selten 4 äußere und 2 innere unfruchtbar. Samen unter der Schuppe 2, beiderseits geflügelt, mit Harzbläschen, im ersten Jahre reifend. Immergrüne, einhäusige Bäume oder Sträucher. Erstlingsblätter linienförmig, flach abstehend. Blätter älterer Zweige klein, gegenständig, schuppenförmig angedrückt, vielfach dachziegelig, alle fast gleich oder oft an flachen Zweigchen, die seitlichen hochgekielt, auf den Breitseiten flach und kleiner.

Sektion 1. *Euthuja* Benth. et Hook. Echte Lebensbäume. Reife Zapfen eirund bis länglich übergebogen, Schuppen nur wenig verdickt, nur 2, wie bei *Libocedrus*, fruchtbar. Samen breit, fast gleich zweiflügelig, unter jeder Schuppe 2 oder 3. Nur eine Art: *Thuja occidentalis* L., aus Nordamerika.

Sektion 2. *Macrothuja* Benth. et Hook. Riesenlebensbäume. Fruchtbare Schuppen des Zapfens 4 oder 6, die Flügel der Samen schmäler als bei *Thuja occidentalis*, das übrige wie bei *Euthuja*. Drei Arten: *Thuja gigantea* Nutt. in Nordamerika; *Thuja Standishii* Carr. in Japan und *Thuja sutchuenensis* Franch. in China.

Wir wollen uns auf die Besprechung von

Thuja occidentalis L.

beschränken. Beissner sagt über sie u. a.:

„Im ganzen Nordamerika bis Virginien und Karolina verbreitet und dort einen langsam wachsenden Baum von 20 m und mehr Höhe bildend. In den nördlichen Vereinigten Staaten und in Kanada bis Neu-Braunschweig an kalten, sumpfigen Standorten allein oder mit *Larix* Bestände bildend.

Etwa im Jahre 1545 in Europa eingeführt.

Aeste zahlreich. Zweige abwechselnd, zusammengedrückt, flach. Zweigchen zweizeilig zusammengedrückt, unterseits mattblaßgrün, oberseits dunkelgrün. Blätter schuppenförmig, eirund-stumpf, dicht dach-

ziegelig, die der Breitseiten der Zweige auf dem Rücken mit einer Drüse versehen, die Randblätter wenig kürzer, kahnförmig, eirund, spitzig. Erstlingsblätter weich, flach, lineal, rings um die Zweigchen gestellt. Zapfen an kurzen Zweigen, später nickend, klein, oval mit 6—8, selten mehr Schuppen, kreuzweise gegenständig, 4-fach dachziegelig, die unteren größer eirund, die oberen schmal, lineal. Samen am Grunde der fruchtbaren Schuppen 2, zusammengedrückt, mit einem schmalen, an der Spitze ausgerandeten Flügel umgeben.

Vielfach kultiviert, im Winter schmutzig braungrün, jedoch tritt im Frühjahr die grüne Farbe wieder ein. Die Zweigchen verbreiten beim Reiben durch die zahlreichen Oeldrüsen einen durchdringenden, strengen, aromatischen Geruch, welcher zumal zur Unterscheidung von verwandten Arten und zahlreichen Formen ähnlicher Pflanzen dem Praktiker sehr von Nutzen ist.

Die Kultur hat sich fast aller zufällig auftretenden Formen bei den *Coniferen* bemächtigt und sie durch Stecken vermehrt. Daher die große Mannigfaltigkeit der Formen der *Coniferen* in den Baumschulen. *Thuja occidentalis* bildet in dieser Hinsicht ein gutes Beispiel, weshalb ich hier nach BEISSNER diese Formen, bloß um die Mannigfaltigkeit zu zeigen, nur den Namen nach aufführe.

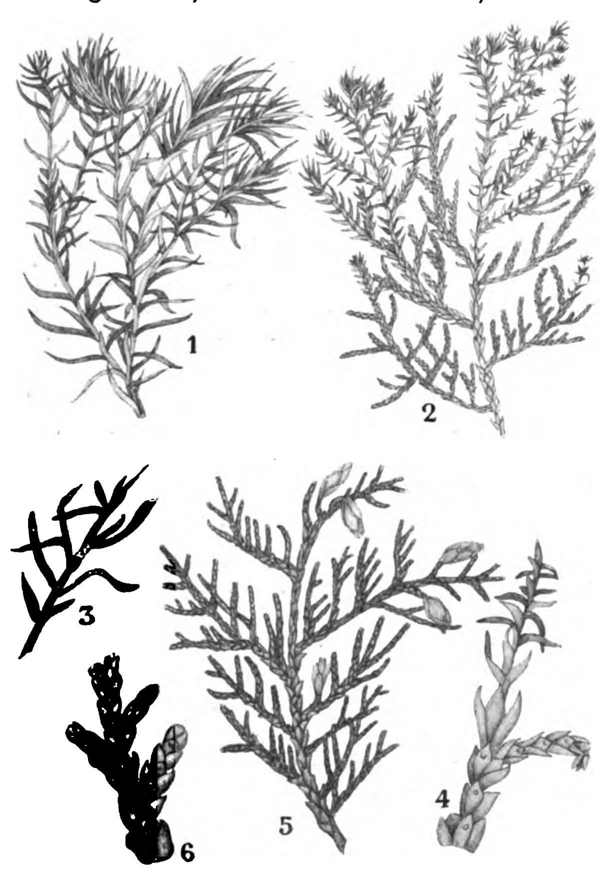


Fig. 66. Thuja occidentalis L., nach BEISSNER. 1 Jugendform (Th. occ. ericoides). 2 Uebergangsform (Th. occ. Ellwangeriana). 3 Uebergang der erwachsenen Form in der Zweigbildung zur forma ericoides. 4 Idem zur forma Ellwangeriana. 5, 6 Erwachsene Form.

I. Jugendformen.

1. *Thuja occidentalis ericoides hort.* 2. *Th. occ. Ellwangeriana hort.* (Uebergangsform). 3. Die var. *aurea* SPÄTH der letzteren. 4. Eine andere gelbe Varietät derselben: *Rheingold* VOLLERT. 4. *Th. occ. Spaethii* P. SMITH, eine ganz eigentümliche, monströse, bei einer Aussaat gewonnene Form, teils mit fadenförmigen und auch monströsen Zweigen, die mit vierreihigen, dicht schuppenförmigen, scharf gespitzten

Blättern besetzt sind, teils mit langen Trieben erster Entwickelung, an denen die linienförmigen Blätter mehr kreuzständig angeordnet sind. Der Wuchs ist aufstrebend, aber unregelmäßig.

II. Gedrungene Formen.

5. *Th. occ.* var. *plicata* MAST, mit den Zwergformen: 6. *dumosa* und 7. *pygmaea*. 8. *Th. occ. Wareana hort.* mit den Formen: 9. *lutescens* HESSE, 10. *aureo-variegata* SPÄTH, 11. *globosa hort.* 12. *Th. occ. hollandica.* 13. *Th. occ. Boothii hort.*

III. Säulenformen.

14. *Th. occ. fastigiata hort.* 15. *Th. occ. l'Haveana hort.* 16. *Th. occ. fastigiata nova hort.* 17. *Th. occ. Columna* SPÄTH. 18. *Th. occ. Rosenthalii* OHLENDORFF.

IV. Aufstrebende Formen.

19. *Th. occ. viridis hort.* 20. *Th. occ. erecta* HESSE. 21. *Th. occ. Wangeriana* FRÖBEL. 22. *Th. occ. Buchononii* ARNOLD. 23. *Th. occ. theodonensis hort.* 24. *Th. occ. tatarica hort.* 25. *Th. occ. Riversii hort.*

V. Goldige Formen.

26. *Th. occ. Vervaeneana hort.* 27. *Th. occ. lutea hort.* 28. *Th. occ. lutea nana hort.* 29. *Th. occ.* var. *Waxen* ARN. 30. *Th. occ. Cloth of Gold hort. amer.*

VI. Trauerformen.

31. *Th. occ. pendula hort.* 32. Mit der Form *glauca hort.* 33. *Th. occ. reflexa hort.* 34. *Th. occ. filiformis.*

VII. Monströse Formen.

35. *Th. occ. Bodmerii hort.* 36. *Th. occ. recurvata* mit der Form 37. *argenteo-variegata hort.* 38. *Th. occ. recurva nana hort.* 39. *Th. occ. denudata hort.* 40. *Th. occ. thuyopsoides.* 41. *Th. occ. asplenifolia hort.* 42. *Th. occ. filicoides hort.* 43. *Th. occ. cristata hort.* 44. Dieselbe forma *aurea.* 45. *Th. occ. Douglasii pyramidalis.*

VIII. Kugelformen.

46. *Th. occ. compacta hort.* 47. *Th. occ. globosa hort.* 48. *Th. occ. Hoveyi hort.* 49. *Th. occ. umbraculifera* MÖLL. 50. *Th. occ. Little Gem. hort.*

IX. Bunte Formen.

51. *Th. occ. albo-variegata hort.* 52. *Th. occ. Silver Queen hort.* 53. *Th. occ. aureo-variegata hort.* 54. *Th. occ. aureo-spicata.* 55. *Th. occ. albo-spicata.* 56. *Th. occ. Columbia.*

Im ganzen werden also nicht weniger als 56 verschiedene Formen im Gartenbau unterschieden.

Die Blüte der *Thuja occidentalis* wurde neuerdings mit denen anderer *Cupressineen* von MODRY in seinem Artikel „Beiträge zur Morphologie der *Cupressineen*-Blüte" [S.-A. aus 58. Jahresber. über die k. k. Staatsrealschule im III. Bezirke (Landstraße) in Wien, Wien 1909, Selbstverl.

d. k. k. Staatsrealschule III, Radetzkystr. 2] auf ihre morphologische Natur untersucht.

Seine historische Uebersicht gebe ich hier fast wörtlich wieder.

Die weiblichen Blüten der *Cupressineen* sind ebenso wie die der übrigen *Coniferen*-Familien Gegenstand einer lebhaften Streitfrage geworden.

Man kann zweierlei Richtungen unterscheiden, eine, in der die Blütengebilde als Blütenstände, und eine andere, nach der sie als Einzelblüten gedeutet werden.

In seiner 1860 erschienenen Schrift „Ueber Polyembryonie und Keimung von Coelobogyne" teilte A. Braun die *Coniferen* in solche, die nur Einzelblüten besitzen, und in solche, bei denen die Blüten zu Blütenständen angeordnet sind. Erstere (*Dammara*) wurden nun zum Ausgangspunkte für die Lehre der sogenannten Exkreszenztheorie, die alle Blüten der *Coniferen* als Einzelblüten deutet, letztere hingegen führten als Ausgangspunkt einerseits zur Fortbildung der sogenannten Flachsproßtheorie, andererseits zur Ausbildung der Vorblattheorie, die beide im weiblichen Zapfen der *Coniferen* eine Infloreszenz erblicken.

Auch in bezug auf die *Cupressineen* werden alle drei Ansichten ausgesprochen. Die Frage ist auch heute nicht entschieden, nur die Lehre der Flachsproßtheorie scheint immer mehr in den Hintergrund zu treten, weshalb sie als eine schon mehr historische von Modry an erster Stelle besprochen wird.

Die Flachsproßtheorie betrachtet die Fruchtschuppe der weiblichen Blüte als eine abgeflachte Achse, welche die Blüten trägt. Sie wurde von Baillon und Payer begründet, und fand ihre wichtigsten Vertreter in Schleiden und später vornehmlich in Strasburger.

Während jedoch Schleiden bezüglich der *Cupressineen* erklärt, mangels Kenntnis der Entwickelungsgeschichte auch nicht einmal eine Vermutung aussprechen zu dürfen, bezeichnen Payer und Baillon den *Cupressineen*-Zapfen als einen Blütenstand, in dem die Deckblätter sich bedeutend entwickelt haben, die Blütentriebe hingegen kurz geblieben sind und auf ihrer Oberfläche zahlreiche Blüten[1]) tragen.

Im wesentlichen zu der gleichen Ansicht gelangte Strasburger mit Hilfe der Entwickelungsgeschichte, die er an zahlreichen *Cupressineen*-Arten studierte. Als Resultat folgerte er, daß die *Cupressineen*-Schuppe aus zwei verschiedenen Teilen bestehe, aus dem Deckblatte und aus der eigentlichen Fruchtschuppe. Die Deckblätter nun werden schon im Herbste des Vorjahres angelegt und tragen in ihren Achseln auf einer zunächst geringen Anschwellung die Blüten[1]). Sind die Infloreszenzen zweiblütig, so entstehen beide Blüten[1]) gleichzeitig, und zwischen ihnen zeigt sich ein kleiner Höcker, der rudimentäre Vegetationskegel. Bildet sich hingegen nur eine Blüte in der Achsel eines Deckblattes, so sitzt diese unmittelbar dem Vegetationskegel der primären Achselknospe auf. Im nächsten Frühjahre beginnen die Deckblätter an ihrer Basis zu schwellen, und diese Anschwellung, die sich gegen die Seitenränder mehr oder weniger abhebt, wird zur Fruchtschuppe. Deckblatt und Fruchtschuppe erhalten ihre eigenen Gefäßbündel mit verkehrt orientierten Tracheen; und da sich die Bündel der Fruchtschuppe genau so verhalten wie die der gewöhnlichen Achselknospen, so schließt Strasburger auf die Natur der Fruchtschuppe als Achselknospe, die mit

---

1) ovula (L.).

dem Deckblatte innig verwachsen ist und erst durch nachträgliche diskusartige Ausbreitung der Achse entsteht. Die Fruchtschuppe ist eben ein Sproß und kein Blatt, denn Fruchtblätter müßten sich vor den Blüten bilden, während hier die Blüten schon vorher angelegt sind. Die weiblichen Zapfen der *Cupressineen* sind also nach diesem Standpunkt Infloreszenzen, in denen jede Blüte auf eine einzige Samenanlage reduziert ist.

Mit diesen Lehren der Flachsproßtheorie stimmt in der Deutung des Blütenzapfens als Infloreszenz die Lehre der sogenannten Vorblatttheorie überein, unterscheidet sich aber von ihr durch die Deutung der Fruchtschuppe als Blattgebilde eines stark reduzierten Sprosses. Dieses Blattgebilde trägt die Samenanlagen und repräsentiert mit diesen erst die Einzelblüte.

Alexander Braun, der als Begründer dieser Theorie angesehen werden kann, nimmt an, daß ebenso wie bei den *Taxodineen* wahrscheinlich auch bei den *Cupressineen*, zu denen er auch die Gattung *Sequoia* gezählt wissen will, mehrere Fruchtblätter untereinander und mit dem Deckblatte verwachsen seien, so daß wir es auch hier mit einem Blütenstande zu tun hätten.

Diesen Standpunkt der Verwachsung von Deckblatt und Fruchtschuppe bei den *Cupressineen* hat in viel exakterer Form van Tieghem durchgeführt. Dieser stützt sich hierbei hauptsächlich auf den Gefäßbündelverlauf. Fruchtschuppe und Deckblatt haben ihre eigenen Gefäßbündel, die in den höheren Partien sich teilen können und die Tracheen einander zukehren. Die Fruchtschuppe ist nämlich nach Art eines *Monocotylen*-Vorblattes diametral dem Deckblatt gegenübergestellt, woraus sich diese Orientierung der Gefäßbündel erklärt. Aus dem Umstande aber, daß in der Fruchtschuppe wie in einem Blatte die Gefäßbündel symmetrisch zu einer Ebene angeordnet sind, schließt van Tieghem auf die Blattnatur derselben. Die Fruchtschuppe ist für ihn das einzige Blatt eines stark reduzierten, in der Achsel des Deckblattes entspringenden Sprosses, und darin unterscheidet sich sein Standpunkt von dem Brauns, der ja Verwachsung mehrerer Fruchtblätter zur Fruchtschuppe annahm. In der Folgezeit schlossen sich diesbezüglich die meisten Botaniker Braun an, vornehmlich Caspary, Stenzel, Willkomm, Worsdell, Celakovsky, Noll u. a. Während jedoch Caspary ebenso wie Braun annahm, daß die Verwachsung der Vorblätter mit ihren vorderen Rändern erfolgt, also die Verwachsungsstelle dem Deckblatte zugewendet sei, behaupteten Stenzel und Willkomm das Gegenteil. Die beiden letzteren beriefen sich hierbei hauptsächlich auf ein Analogon in der vegetativen Region, die Doppelnadel von *Sciadopitys*, worauf auch schon Hugo v. Mohl hingewiesen hat.

Der wichtigste und erfolgreichste Vertreter der Vorblattheorie ist Celakovsky. Dieser hatte sich früher bezüglich der *Cupressineen* (und vielleicht auch der *Taxodineen*) bereit erklärt, mit der erst später zu besprechenden Eichlerschen Theorie ein Kompromiß einzugehen und die weibliche Blüte als Einzelblüte zu bezeichnen; in seiner 1890 erschienenen Schrift „Die Gymnospermen“ aber kommt er davon ab und erklärt auch den *Cupressineen*-Zapfen für einen Blütenstand. Er findet eine unverkennbare Homologie in dem Achselprodukte der *Cupressineen* und den Blütenanlagen einerseits der *Abietineen*, andererseits der *Cephalotaxeen*. Denn gerade so wie bei den *Abietineen* und *Cephalotaxus* zwei seitliche Ovula und zwischen beiden ein mittlerer steriler Blatthöcker

auftreten, so finden sich die gleichen Verhältnisse bei den *Cupressineen*-Formen, besonders bei der *Thuja orientalis*. Der einzige Unterschied bestehe nur darin, daß bei *Cephalotaxus* keine Fruchtschuppencrista gebildet werde, bei den *Abietineen* die Fruchtschuppe frei sei, während bei den *Cupressineen* dieselbe mit dem Deckblatte innig verwächst. Dieser Vorgang der Verwachsung von Deckblatt und Fruchtschuppe ist ja nichts Ungewöhnliches, und findet bei den *Angiospermen*, z. B. den *Betulaceen*, ein Analogon. Abnormitäten, auf die sonst CELAKOVSKY seine Lehren stützt, konnte er bei den *Cupressineen* nicht beobachten. Nur einmal fand er bei *Thujopsis dolabrata*, daß der obere Teil der als Anschwellung erscheinenden Fruchtschuppe frei emporragt, woraus er den Schlüß zog, bei den übrigen Formen sei der freie Teil nur reduziert.

Die Fruchtschuppe entsteht nach CELAKOVSKYS Ansicht immer aus der Verschmelzung von 2 oder 3 Karpiden. Diese sind entweder alle fertil, gewöhnlich aber ist das dritte mittlere Karpid steril und bildet einen Höcker (*Thuja*). Jedes fertile Karpid produziert in der Regel ein Ovulum, doch können auch, wie bei *Cupressus*, mehrere Ovula erzeugt werden. Ist nun, wie bei *Juniperus oxycedrus* oder den mittleren Fruchtblattpaaren der *Thuja orientalis*, pro Deckblatt und Blüte nur ein Ovulum vorhanden, so müßte man in dieser Fruchtschuppe mehrere sterile Karpide annehmen.

Mit diesen Ansichten über die *Cupressineen* stimmt im wesentlichen auch VELENOVSKY überein. In seiner Abhandlung: „Einige Bemerkungen zur Morphologie der Gymnospermen“ hat er die sehr zutreffende Bemerkung gemacht, daß sich die Lehren der Sproßtheorie, wie sie CASPARY, STENZEL, CELAKOVSKY, WORSDELL, PARLATORE u. a. vertreten, im allgemeinen nicht auf alle *Coniferen*-Familien anwenden lassen. So sehen wir bei VELENOVSKY eine ganz andere Einteilung des *Coniferen*-Systems. Er löst die Familie der *Taxodineen* auf und zählt sie teils den *Araucariaceeen*, teils den *Cupressineen* zu. Die *Araucariaceen* stellt er nun, da sich bei ihnen niemals eine Verwachsung von Deckblatt und Fruchtschuppe feststellen lasse, als Formen mit Einzelblüten und hängenden Samenanlagen den *Cupressineen* entgegen, deren Blüten in Infloreszenzen stehen und aufrechte Samenanlagen besitzen. Zu bemerken ist jedoch, daß der Begriff der *Cupressineen* bei VELENOVSKY anders als üblich gefaßt wird, außer den gewöhnlich dazu gerechneten Gattungen stellt er noch *Taxodium, Glyptostrobus* und *Cryptomeria* hinzu, während er zu den *Araucariaceen Agathis, Araucaria, Cunninghamia, Sciadopitys, Sequoia* und *Athrotaxis* rechnet.

Gegenüber den Theorien, welche den *Cupressineen*-Zapfen als Blütenstand bezeichnen, steht jene, welche diesen als Einzelblüte auffaßt.

Diese Theorie hat gegenüber den bisher besprochenen den Vorzug der größeren Einfachheit, dies um so mehr, da bei den *Cupressineen* eine Fruchtschuppe niemals deutlich ausgebildet ist und ihre Deutung nicht dieselben Schwierigkeiten bietet, wie z. B. bei den *Abietineen*. Diese Lehre, welche die EICHLERsche oder auch Exkreszenztheorie genannt wird, reicht noch auf JULIUS SACHS zurück, der die Deckblätter als eigentliche Fruchtblätter und die Fruchtschuppe als deren Protuberanz bezeichnet, fand ihren wichtigsten Vertreter aber in EICHLER.

EICHLER war früher einer der begeistertsten Anhänger der BRAUNschen Lehre, änderte aber später seinen Standpunkt. Er nahm sich Formen wie *Dammara (Agathis)* mit scheinbar einfacher Fruchtschuppe zum Ausgangspunkt und stellte die Behauptung auf, daß durch allmähliche Ver-

dickung der Karpidenoberseite und durch Individualisierung derselben die Fruchtschuppe in Form einer Exkreszenz (vergleichbar der Ligula der *Gefäßkryptogamen*) sich bilde. Bei den *Abietineen* erreiche die Individualisierung der Fruchtschuppe ihren Höhepunkt, während sie bei den *Cupressineen* noch nicht den Charakter einer Exkreszenz, sondern nur den einer einfachen Anschwellung habe. Die Anschwellung könne nun den Gipfel der Schuppe mehr oder minder herabdrücken und sich auch mehr oder weniger gegen die Seitenwände abgrenzen. Sie erhält auch ihr eigenes Gefäßbündel mit umgekehrten Tracheen, was aber selbstverständlich erscheine, wenn ein Blatt auf der Innenseite sich verstärke. Von einer Verwachsung von Deckblatt und Fruchtschuppe könne keine Rede sein, da sich ja die Anschwellung erst im Verlaufe des Reifens bilde und auch dann erst ihr eigenes Bündel erhalte.

Der *Cupressineen*-Zapfen ist also eine Einzelblüte mit einfachen Fruchtblättern.

Ebenso wie Eichler deutet auch Goebel die *Cupressineen*-Blüte als Einzelblüte, er legt jedoch der Anschwellung des Fruchtblattes mehr ein biologisches Moment zugrunde. Seiner Anschauung nach wirkt nämlich diese Anschwellung als Schutzorgan für die heranwachsenden Samenanlagen und bildet sich daher auch erst nach der Befruchtung.

Die Eichlerschen Theorien sind in neuerer Zeit von Schumann in trefflicher Weise wieder aufgenommen und fortgebildet worden. Schumann will durch Vermittelung der *Sequoia* den Uebergang von den *Taxodineen* zu den *Cupressineen* herstellen. Wenn nun bei den *Cupressineen* durch Verdickung der Oberseite der Fruchtschuppe deren Spitze herabgedrückt würde und man daraus auf Verwachsung von Deckblatt und Fruchtschuppe schließe, so ist dies nach Schumanns Ansicht unlogisch. Denn auch bei *Pinus* finde sich eine ähnliche Verrückung des Gipfels der Fruchtschuppe, und niemand nehme hier die Verwachsung aus 2 Teilen an.

Als eine Modifikation der Eichlerschen Lehre kann die Theorie Delpinos angesehen werden, die in Penzig einen begeisterten Anhänger gefunden hat. Delpino betrachtet jedes Fruchtblatt als aus 3 Teilen bestehend: einem mittleren Teil, der die Deckschuppe der *Abietineen* vorstelle, und zwei seitlichen fertilen Lappen, welche die Ovula tragen und nach einer Drehung um 180° mit ihren Außenrändern nach innen gelangen und verwachsen die Fruchtschuppe repräsentieren. Er nimmt aber einen Entwickelungsgang an, der dem Eichlers entgegengesetzt ist. Die *Abietineen,* bei denen die Fruchtschuppe am meisten frei ist von dem supponierten Fruchtblatte, seien die ursprünglichen Tribus, denen sich dann die *Taxodineen* und *Cupressineen* anschließen. Bei den letzteren ist die Fruchtschuppe bereits vollständig mit dem dorsalen Teil des Karpides verwachsen.

Außerhalb des Rahmens der Theorien Eichlers und Delpinos wird auch von Wettstein der *Cupressineen*-Zapfen als Einzelblüte gedeutet. Wettstein geht von der Annahme aus, daß männliche und weibliche Blüten homolog gebaut sein dürften. Bei den *Ginkgoineen, Taxaceen* und *Pinaceen* sind die männlichen sowohl wie die weiblichen Blüten achselständig und in Blütenständen vereinigt. Bei den *Cupressineen* hingegen sind die männlichen Blüten endständig und Einzelblüten, es müssen daher auch die endständigen weiblichen Blüten als Einzelblüten aufgefaßt werden. Gleichzeitig weist Wettstein auch auf die isolierte Stellung hin, welche die *Cupressineen* in der Reihe der *Coniferen* einnehmen, weshalb eine schärfere Abgrenzung notwendig wäre.

Nach dieser ausgezeichneten, hier nahezu wörtlich wiedergegebenen historischen Uebersicht schreitet MODRY zur Beschreibung seiner eigenen Untersuchungen. Er ging dabei von folgenden Gesichtspunkten aus:

Die weibliche Blüte der *Cupressineen* erscheint uns endständig. Wir haben aber bei *Taxus* den von STRASBURGER zuerst beobachteten Fall, daß eine scheinbar endständige Blüte achselständig ist, indem das Primärsprößchen zur Seite gedrängt und rudimentär wird und das Sekundärsprößchen mit der Blüte sich in die Richtung des Primärsprößchens stellt.

Wenn sich nun dasselbe auch von den *Cupressineen* nachweisen ließe, so wäre vor allem der Unterschied der scheinbar endständigen *Cupressineen*-Blüte gegenüber den anderen achselständigen *Coniferen*-Blüten überbrückt, und weiter wäre ja, wie dies bei *Taxus* tatsächlich der Fall ist, die Annahme berechtigt, es handle sich hier um einen bis auf eine Blüte verarmten Blütenstand.

Die sorgfältigste Untersuchung mittels lückenloser Mikrotomschnittserien an *Thuja (Biota) orientalis* zeigte aber, daß die Blüte zweifellos endständig war.

Das beweist aber noch nicht, daß hier eine Blüte vorliegt. Allerdings ist die Fruchtschuppe der *Cupressineen* ein so offenbar einfaches Gebilde, daß die Vertreter der Infloreszenztheorie gezwungen sind, hier eine sehr innige Verwachsung von Samenschuppe und Deckschuppe anzunehmen. Genaue Untersuchung zeigte aber, daß von einer solchen Verwachsung entwickelungsgeschichtlich nichts zu beobachten ist, weshalb MODRY die weiblichen Kegel der *Cupressineen* für Einzelblüten erklärt. Das dritte sterile Karpid CELAKOVSKYS und der Vegetationskegel der Achselknospe STRASBURGERS ist eben nichts als ein höckerartiger Vorsprung an der adaxialen Seite des Sporophylls.

Leider hat Verf. den Gefäßbündelverlauf nicht verfolgt, was doch den Angaben VAN TIEGHEMS und WORSDELLS gegenüber, nach welchen in der Schuppe der *Cupressineen* zwei verschieden hoch aus der Achse entspringende Gefäßbündel eintreten, recht wünschenswert gewesen wäre. Nur ein Satz MODRYS hat darauf Bezug und scheint ein anderes Resultat gehabt zu haben, er lautet: „Ihr (der Kegelschuppe) Gefäßbündel war in dem Untersuchungsstadium noch ziemlich schwach entwickelt und hat sich, soweit ich es beobachtet habe, als ein einfaches mit normal gestellten Tracheen erwiesen." Nachuntersuchung wäre da sehr erwünscht.

Zu erklären bleibt der Umstand, weshalb eine Schuppe von *Biota orientalis* den Eindruck eines doppelten, verwachsenen Organs erwecken kann.

Darüber sagt MODRY:

„Der fertige Zapfen von *Thuja (Biota) orientalis* ist länglich, eiförmig, bis $1^1/_2$ cm lang und $^3/_4$ cm breit, anfangs fleischig, bläulichgrün, später bräunlich und holzig. Die Enden des sterilen Fruchtblattpaares sind ein wenig zurückgekrümmt, während sie bei den fertilen Blättern am Rücken derselben herabgekrümmt erscheinen. Es hebt sich hier auch der äußere Teil des Blattes ein wenig ab, so daß der früher erwähnte Eindruck einer Verwachsung aus zwei Blättern entsteht, die aber in der Blüte durchaus nicht nachzuweisen war (vgl. Fig. 67, 4—6). Ich habe mir nun diese Erscheinung folgendermaßen zu erklären versucht: Die Entwickelung der Blüte zum Zapfen hat den selbstverständlichen Zweck, die Samen während ihrer Reife zunächst zu schützen. Im Frühling beginnen schon die Fruchtblätter an ihrem Grunde diskusartig zu schwellen. Diese Schwellung nimmt mehr als das ganze Fruchtblatt an Größe zu, so daß die Hauptmasse der Schuppe auf diese diskoide Bildung zurückzuführen ist und nur ihr äußerer Teil mit dem Fruchtblattende dem ursprünglich vor-

handenen Fruchtblatte entspricht. Bis zur Bestäubung liegen die Fruchtblätter auseinander, sobald diese aber vorüber ist, müssen die Fruchtblätter unter fortwährendem Weiterwachsen sich zusammenschließen, damit die reifenden Samen geschützt werden. Nun müssen wir uns aber die ganze Gestaltung des Zapfens vor Augen halten: Die beiden fertilen Blattpaare sind natürlich tiefer inseriert als die an den zwei sterilen Blättern gebildete Columella und müssen sich beim Zusammenschließen an diese anlegen. Würden sie mit den Spitzen zusammenschließen, so wäre ein vollständiger Verschluß des Zapfens wohl nicht leicht denkbar. Es muß ein Gewebe sich bilden, das diesen Zusammenschluß ermöglicht, und weil dieses Gewebe zur Columella hinauf zuwächst, muß natürlich

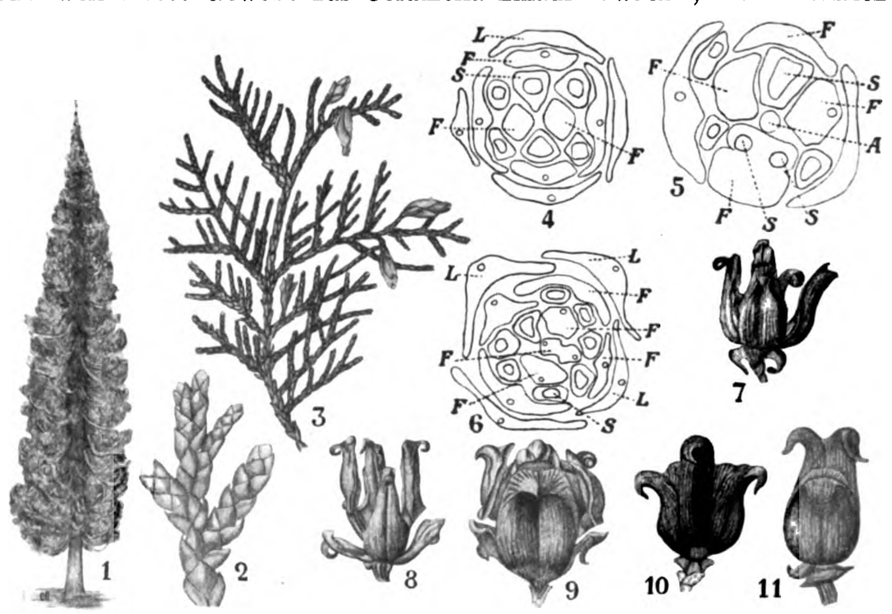


Fig. 67. 1—3 Thuja occidentalis, nach BEISSNER. 1 Habitus. 2 Anordnung der Blätter. 3 Zweig mit ♀ Blüten. 4, 5, 6 Thuja (Biota) orientalis, nach MODRY. Blüten im Querschnitt, in Fig. 5 ein Fruchtblatt etwas tiefer getroffen. L Laubblatt, F Fruchtblatt. S Samen, A Achse. Fig. 7, 8, 9 Thuja (Biota) orientalis. Zapfen, die den Uebergang der Laubblätter in Fruchtblätter zeigen sollen, nach MODRY. 10 u. 11 Früchte von Thuja filifera (eine Abart der Th. orientalis), nach MODRY, von der Seite und von vorn betrachtet.

das Fruchtblattende herabgerückt erscheinen. So ist auch gleichzeitig erklärt, warum nur die beiden fertilen Fruchtblattpaare diese charakteristische Erscheinung zeigen, nicht aber auch das sterile Paar. Bestärkt wurde ich in dieser Auffassung durch zwei interessante Beobachtungen.

Es kommt ziemlich häufig vor, daß das letzte Laubblattpaar bei der Zapfenreife ebenfalls anschwillt. Die Laubblätter behalten ihre gewöhnliche Gestalt. Ich habe aber an einer *Thuja* Zapfen gefunden, bei denen diese Laubblätter höher hinauf reichten und an der Bildung des Zapfens Anteil nehmen. In diesem Falle mußten sie sich an die Fruchtblätter anlegen und zeigten deren charakteristische Bildung. Obzwar Samen nicht zu schützen sind, besteht dennoch die Tendenz des vollständigen Verschlusses des Zapfens. Allerdings könnte man mir einwenden, dieses Blattpaar bestehe gar nicht aus modifizierten Laubblättern, sondern es sei eine Vermehrung um ein steriles Fruchtblattpaar erfolgt.

Dagegen sprechen aber die deutlichen Uebergänge, die in der Fig. 67, 7, 8, 9 dargestellt sind. Wenn aber Laubblätter dieselbe Erscheinung zeigen wie die Fruchtblätter, so ist der Beweis geliefert, daß man daraus nicht auf Verwachsung aus 2 Teilen bei den Fruchtblättern schließen darf. Denn sonst müßten ja auch die Laubblätter aus 2 Teilen verwachsen sein; eine solche Annahme ist aber ganz undenkbar.

Die zweite Beobachtung, die ich hier anführen möchte, betrifft eine Abart der *Th. orientalis, Th. filifera*[1]). Der Unterschied beider Formen liegt, soweit es uns hier interessiert, darin, daß bei der *Thuja filifera* (Fig. 67, 10, 11) das mittlere, sterile Fruchtblattpaar fehlt. Die fertilen Fruchtblätter müssen sich also hier nicht an eine Columella anlegen, und es besteht daher auch kein Grund für die eigentümliche Schwellung wie bei der *Thuja (Biota) orientalis*. Hier erscheint das Fruchtblattende nicht herabgerückt, und das Fruchtblatt zeigt ein ganz einheitliches Aussehen, ebenso wie auch in den Blüten, die ich untersucht habe, von einer Verwachsung nichts zu konstatieren war. Mitunter kommt es aber vor, daß eines von den sterilen Fruchtblättern auftritt oder ein tiefer inseriertes Blattpaar an der Zapfenbildung beteiligt ist. In solchen Fällen zeigt sich sofort wieder die charakteristische Schwellung an den Fruchtblättern, und aus dieser allein darf man, wie ich jetzt wohl mit vollem Recht behaupten kann, nicht auf eine Verwachsung des Fruchtblattes aus 2 Blattgebilden, der Deckschuppe und dem eigentlichen Fruchtblatte, schließen. Die Fruchtblätter sind in der Blüte sowohl wie im Zapfen einheitlich, und ihre eigentümliche Form im Zapfen hängt nur mit dem Verschluß des Zapfens zum Zwecke des Samenschutzes und mit den Raumverhältnissen zusammen. Das Blütengebilde der *Thuja (Biota) orientalis* muß also als eine Einzelblüte bezeichnet werden.“

Zum gleichen Resultate kommt Modry bei den anderen *Cupressineen*. Ueber *Th. occidentalis* sagt er:

„Die *Thuja occidentalis* hat 3 Fruchtblattpaare, von denen das oberste steril ist. In der Blüte sind ebenso wie bei der *Th. orientalis* einfache Fruchtblätter, der Zapfen zeigt uns aber ein etwas anderes Aussehen. Er ist zimmetbraun, holzig, eiförmig, viel schlanker und kleiner als der der *Th. orientalis*. Die Fruchtblätter sind kahnförmig, am Grunde stark ausgehöhlt und, weil die von den sterilen Fruchtblättern gebildete Columella sehr dünn und schlank ist, ist von vornherein ein Zapfenverschluß und damit ein genügender Samenschutz ermöglicht. So sehen wir auch hier nichts von den Erscheinungen, die wir an den Fruchtblättern der *Th. orientalis* beobachten konnten, und deshalb erscheinen uns auch die Fruchtblätter hier als einheitliche Gebilde. Das Fruchtblattende ist kaum merklich herabgerückt. Tritt aber der Fall ein, daß ein Fruchtblattpaar kleiner ist als das andere und etwas tiefer inseriert — ich habe solche Zapfen zu beobachten Gelegenheit gehabt — so müssen sich natürlich diese Blätter an die oberen anlegen, und es tritt sofort die Herabrückung der Fruchtblattspitze stark zum Vorschein.“

Die x-Generation der *Thuja occidentalis* wurde von Land (A morphological study of Thuja, Bot. Gaz., XXXVI, 1902, p. 249) untersucht.

Das Material wurde in der Nähe von Chicago gesammelt. Zur Fixierung wurden sehr verschiedene Methoden benutzt, bis zur Bildung der Archegoninitialen bewährte sich 1-proz. Chromessigsäure am besten,

1) Biota orientalis filiformis Henk. et Hochst. (? Lotsy).

für die Befruchtung und die folgenden Stadien eine modifizierte CARNOYsche Lösung (Alkohol abs. 6 Teile, Chloroform 3 Teile, Eisessig 1 Teil), keine Methode gab aber tadellose Resultate.

Die männliche x-Generation.

Prothalliumzellen werden nicht gebildet. Nach der Trennung der Tetraden entsteht sofort durch Teilung des Kernes ein Pollenschlauchkern und eine generative Zelle (Fig. 68, 2).

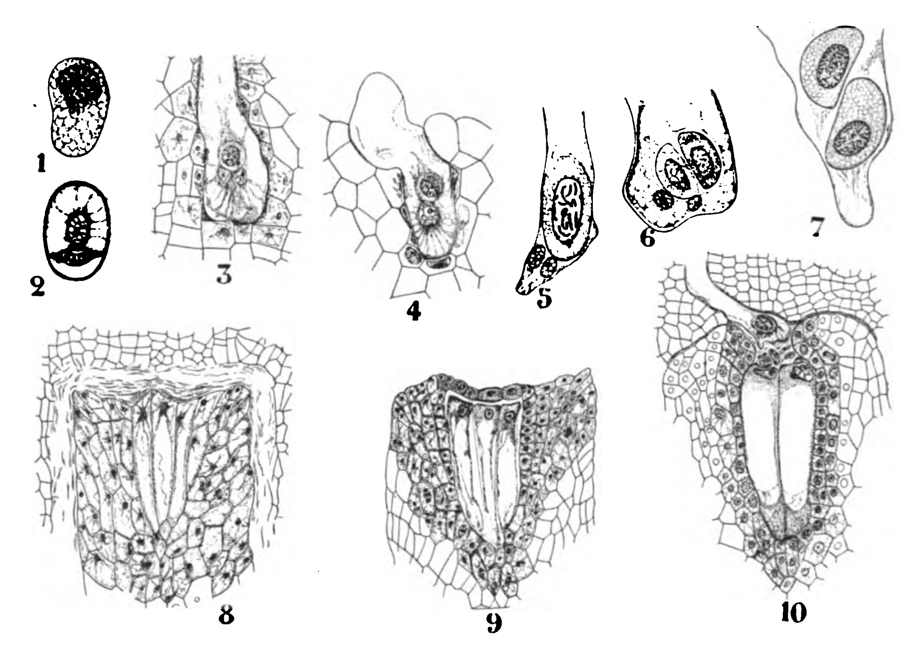


Fig. 68. Thuja occidentalis L., nach LAND. 1 Mikrospore, kurz nach der Trennung aus der Tetrade. 2 Idem, nach der Teilung, die generative Zelle und den Pollenschlauchkern zeigend. 3 Pollenschlauch mit Schlauchkern und Stielkern vor der Körperzelle. 4 Pollenschlauch, in den Nucellus eindringend. 5 Die Körperzelle schickt sich zur Teilung an. 6 Die Körperzelle geteilt. 7 Männliche Zellen. 8 Archegoninitialen. 9 Archegoniumkomplex nach der Bildung der Halszellen. 10 Archegonkomplex eben vor der Bildung der Bauchkanalkerne, Mantelzellen sehr aktiv, Halszellen degenerierend und Körperzelle sich zur Teilung anschickend.

Am 2. Juni 1901 war der Pollenschlauch etwas in den Nucellus vorgedrungen (Fig. 68, 3, 4). Die generative Zelle war schon geteilt, und Pollenschlauchkern und Stielzellkern waren vor, jedoch ganz nahe der großen Körperzelle. Einer dieser Kerne ist konstant, etwas kleiner als der andere, der kleinere ist in Fig. 68, 4 nicht sichtbar, da er gerade unter dem größeren liegt. Der Kern der Körperzelle ist meistens kugelig und von einer dicken Plasmaschicht umgeben. Eine sich tief färbende Stelle, wahrscheinlich Kinoplasma, liegt im Cytoplasma. STRASBURGER bildet diese Stelle bei *Juniperus* ab und CHAMBERLAIN in den männlichen Zellen von *Pinus Laricio,* während die fein granulierten Portionen in der Körperzelle von *Pinus* von Miss FERGUSON beschrieben und die von COKER im *Podocarpus*-Ei beobachteten kinoplasmatischen Regionen

aus derselben Substanz zu bestehen scheinen. Während sie bei *Pinus Laricio* in den männlichen Zellen vorkommen, fehlen diese stark tingierbaren Stellen denen von *Thuja,* wo sie nicht später als in der Körperzelle beobachtet werden konnten. Diese Strukturen sind vielleicht Reste der Blepharoplasten der *Cycadeen* und *Ginkgos.*

Vor dem Erscheinen der Archegoninitialen (16. Juni 1901) dringt der Pollenschlauch nur langsam vor, später wird dieses Vordringen sehr beschleunigt. Der Pollenschlauch durchbohrt schnell die übrigbleibenden Nucellarschichten und breitet seine Spitze über den Archegonkomplex aus, wobei er fast ganz die Reste der Halszellen absorbiert und so den Oberenden der Eier angedrückt liegt (Fig. 68, 10). Die Körperzelle verlängert sich jetzt und teilt sich in zwei halbkugelige, gleichgroße männliche Zellen; diese Teilung findet gerade vor der Befruchtung statt. Beide männliche Zellen funktionieren, indem je eine derselben je ein Archegon befruchtet.

Wahrscheinlich sind bei allen Formen mit Archegonkomplexen beide männliche Zellen befruchtungsfähig, denn nichts verhindert deren Funktionieren. Bei Formen aber, wie *Pinus* etc., mit ungleichen männlichen Zellen, sind die Archegonien isoliert, und es kann also nur ein männlicher Kern, wohl immer nur der größere, funktionieren.

Oft wurde beobachtet, daß, wenn die Eier fehlschlugen, der Pollenschlauch bis an die Basis des Archegons weiter wuchs, ja sogar die Wandschicht durchbohrte. In Fällen, wo dies geschieht, nehmen die männlichen Zellen außerordentlich an Größe zu.

Entwickelung des Archegons.

Ungefähr sechs Archegoninitialen sind vorhanden; sie werden etwa Mitte Juni angelegt. Sie wachsen schnell in die Länge (Fig. 68, 8) und schneiden die Halszellen ab (Fig. 68, 9). Dies scheint im ganzen Komplex gleichzeitig zu geschehen. Jede Halszelle teilt sich antiklin, bis 2—6 Zellen gebildet sind, perikline Teilung fehlt. Fast sofort nachdem die letzte antikline Wand gebildet ist, fangen die Halszellen zu desorganisieren an und werden von den schnell heranwachsenden zentralen Zellen absorbiert. Etwas vorher sind schon die Wandzellen im Prothallium gebildet, welche aber bald nach der Befruchtung wieder verschwinden, und zwar durch Degeneration.

Nachdem die Halszellen gebildet sind, liegt der Kern der Zentralzelle ganz dicht beim Oberende der Zelle (Fig. 68, 10) und vergrößert sich sehr. Zwei stark tingierbare Massen, wahrscheinlich Kinoplasma, sind vorhanden, die eine, dem Kern benachbarte, gleicht der Masse in der Körperzelle des Pollenschlauches, ist aber nicht so scharf begrenzt, die andere, welche im unteren Ende des Eies liegt, färbt sich bisweilen so intensiv, daß sie einem überfärbten Nucleus gleicht.

Auf diesem Stadium hat der Pollenschlauch den Archegonkomplex eben erreicht.

Eine Bauchkanalzelle wird nicht gebildet, es beschränkt sich die Sache auf die Bildung des Nucleus der Bauchkanalzelle, welcher also mit dem Eikern in derselben cytoplasmatischen Masse des Eies liegt.

Wenn ein Archegon nicht befruchtet wird, kann der Bauchkanalkern sich teilen (Fig. 69, 13). COKER und CHAMBERLAIN „suggest that

in some cases the ventral nucleus in *Pinus* may be fertilized instead of the egg. A number of the writer's preparations of *Thuja* lead him to believe that both the ventral nucleus and the egg in the same Archegonium may be fertilized" (Fig. 69, 17).

Die Wahrscheinlichkeit einer solchen Befruchtung wird dadurch erhöht, daß in demselben Ovulum bisweilen Embryonen zum Teil nach oben, zum Teil nach unten wachsen, erstere könnten also aus befruchteten Bauchkanalzellen hervorgegangen sein. Der Fall ist interessant, weil er zeigt, daß bei *Coniferen* schon der Anfang einer doppelten Befruchtung, wie diese sich bei den *Angiospermen* findet, vorhanden ist. Der Bauchkanalzellkern ist, wie wir S. 54 von Bd. II sahen, als ein rudimentäres Ei anzusehen, und manche wollen auch das Endosperm der *Angiospermen* als einen reduzierten Embryo auffassen. Darüber aber später.

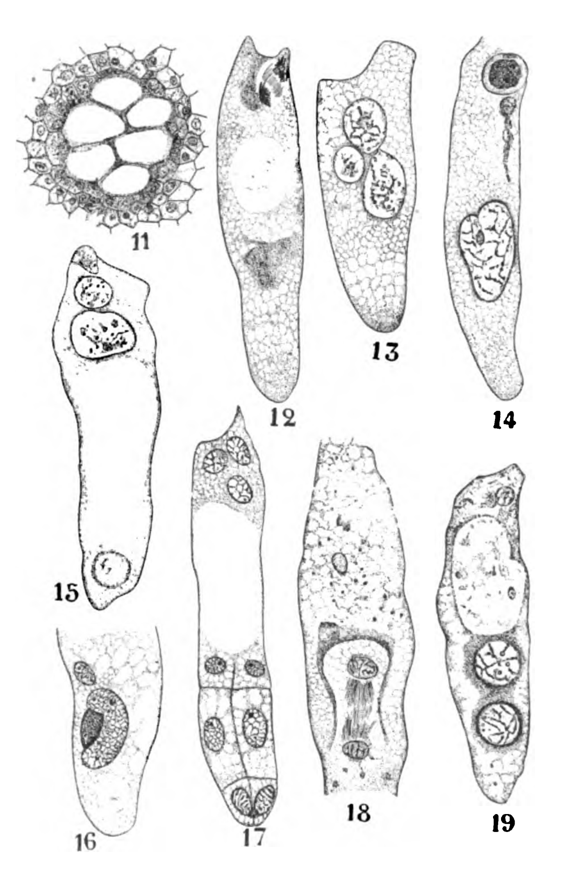


Fig. 69. **Thuja occidentalis**, nach LAND. 11 Querschnitt durch die Mitte eines Archegonkomplexes. 12 Bildung des Bauchkanalkernes. 13 Vermutliche Teilung des Bauchkanalkernes. 14 Männliche Zelle, in das Ei eindringend. 15 Oben der männliche Kern, nachdem er aus seiner Energide ausgeschlüpft ist, darunter der Bauchkanalkern und gleich darunter der Eikern. 16 Männlicher und weiblicher Kern in Kopulation. 17 Im oberen Teile der Zygote der Bauchkanalkern in Teilung, nur 3 der 4 Tochterkerne sichtbar, unten der Proembryo. 18 Teilung des Zygotekernes. 19 Die Tochterkerne dieser Teilung, oben der Bauchkanalkern.

Befruchtung.

Der Inhalt des Pollenschlauches wird in den Raum gerade oberhalb des Archegonkomplexes ergossen, offenbar aber dringt nur wenig in das Ei vor. Spuren des cytoplasmatischen Inhaltes des Pollenschlauches können gewöhnlich im oberen Ende des Eies gesehen werden, in einigen Fällen treten Pollenschlauchkern und Stielzellkern in das Ei über, meistens aber degenerieren sie schon in der Archegonialkammer. Fig. 69, 14 zeigt die in das Ei eingetretene männliche Zelle. Der männliche Kern schlüpft nun aus seiner Energide aus und begibt sich zum Eikern, mit welchem er verschmilzt.

Der Proembryo.

Der Zygotekern liegt meistens in der unteren Hälfte der Zygote. Nach der ersten Teilung sinken die beiden Kerne auf den Boden des Archegons und teilen sich simultan (Fig. 70, 21), während der Bauchkanalzellkern sich stark vergrößert hat (Fig. 70, 22—23). Die 4 Kerne, die aus der zweiten Teilung hervorgehen, ordnen sich meistens in Paaren (Fig. 70, 22). Die dritte Teilung ist ebenfalls simultan (Fig. 70, 23) und bringt 8 freie Kerne hervor, während Zellwände bald nach der letzten Teilung auftreten.

Bei *Podocarpus* werden 16 oder 32 freie Kerne gebildet, ebenso bei *Cephalotaxus*, während bei den *Cycadeen* und *Ginkgo* während langer Zeit freie Kerne gebildet werden.

Bei *Ephedra* werden nach STRASBURGER nur 2 freie Kerne gebildet, bei *Gnetum* wenigstens bei einigen Arten gar keine, so daß es scheint, daß es einen schrittweisen Uebergang von extensiver freier Kernteilung gibt bis zu einem Zustande, in dem der ersten Teilung der Zygote sofort die Bildung einer Zellwand folgt.

Bei *Thuja* trennt eine Wand quer zur Längsachse der Zygote nun die 8 Kerne in zwei Gruppen von je 4. Die Kerne der unteren Gruppe werden allseits bewandet, und aus ihnen entwickelt sich der Embryo. Die Kerne der oberen Etage werden seitlich bewandet, bleiben aber nach oben hin offen (Fig. 70, 24). Der Bauchkanalzellkern ist noch sichtbar.

Fig. 70. *Thuja occidentalis*, nach LAND. 20 Die beiden Tochterkerne des Zygotekernes an der Basis der Zygote. 21 Zweite Teilung. 22 Die 4 Tochterkerne. 23 Dritte Teilung, die letzte simultane Teilung der Kerne des Proembryos. 24—27 Embryobildung in der üblichen Coniferen-Weise.

Die 4 Kerne der oberen Gruppe teilen sich nun simultan, und Querwände treten auf (Fig. 70, 24, 25). Zu dieser Zeit besteht der Proembryo aus 12 Zellen, zwei Etagen von je 4 Zellen, und die Gruppe von 4 in der Spitze. Die obere Etage unvollständig bewandeter Kerne vergeht bald. Die zweite Etage verlängert sich und bildet die vier Suspensoren.

Die untere Etage bildet einen einzigen Embryo, der durch die Suspensoren in das Prothallium versenkt wird.

Bei den *Abietineen* bildet jede Zelle einen Embryo. Bei *Thuja* ist ein Bestreben vorhanden, zwei Gruppen von Zellen zu bilden, wie zumal auf Querschnitten deutlich ist.

Von *Thuja* unterscheidet Beissner die Gattung *Biota*, die nur zwei Ovula pro Schuppe trägt und deren Zapfen in einem Jahre reifen. Also etwa derselbe Unterschied wie zwischen *Cupressus* und *Chamaecyparis*. Ob man nun in solchen Fällen von Gattungen oder Sektionen reden will, ist selbstverständlich Geschmackssache.

Beissner sagt darüber: „Bentham und Hooker vereinigen mit *Thuja* als Untergattungen: *Thujopsis, Biota, Chamaecyparis* und sagen: Dieselben zeigten kaum hervorragende Charaktere von spezifischem

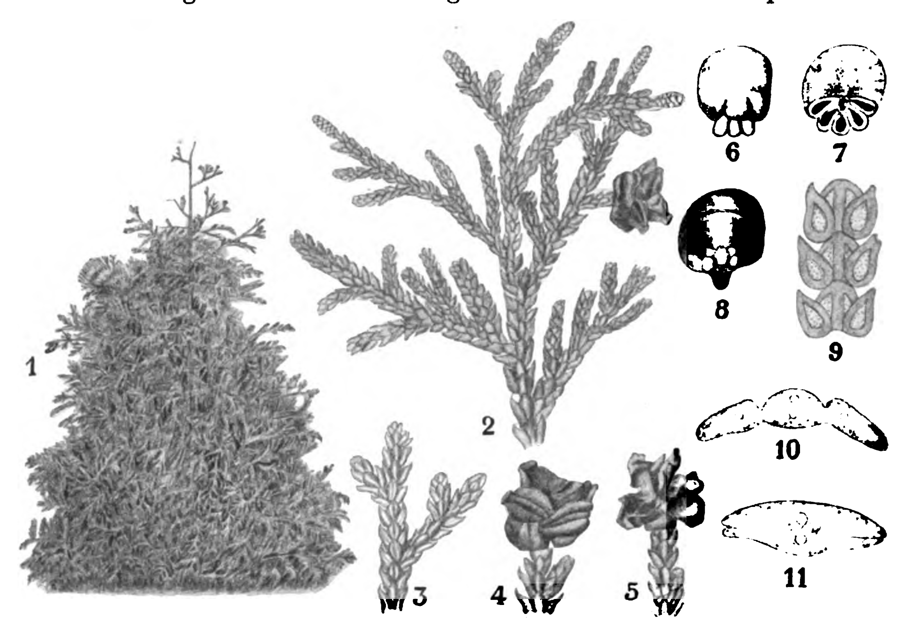


Fig. 71. Thujopsis dolabrata S. u. Z. 1—5 nach Beissner, 6—8 nach Sieb. u. Zucc., 9—11 nach Eichler. 1 Habitus. 2 Zweig mit ♂ Blüten an den Spitzen und mit einem reifen Zapfen. 3 Zweigstück von der Unterseite. 4 Reifer Zapfen. 5 Aufgesprungener Zapfen. 6 Mikrosporophyll vom Rücken, 7 von der Bauchseite. 8 Makrosporophyll. 9 Stück eines Zweiges von der Unterseite. 11 Querschnitt durch denselben, nur 2 Flächenblätter treffend. 10 Desgleichen, trifft auch 2 Kantenblätter (die kleinen Kreise im Gewebe sind Harzgänge).

Werte. — Wir halten dieselben, der Mehrzahl der Autoren folgend, für Gattungen, die auf den ersten Blick zu unterscheiden sind. Sie bilden gewissermaßen Verbindungsglieder von einer Gattung zur anderen, so z. B. steht die Sektion *Macrothuja* zwischen den Sektionen *Euthuja* und *Thujopsis, Biota* zwischen *Thuja* und *Chamaecyparis*, während letztere den Uebergang zu *Cupressus* bildet." .

Thujopsis Sieb. u. Zucc.

wird von Beissner, wie folgt, charakterisiert:

Reife Zapfen kugelig, fast aufrecht. Schuppen verdickt, hart, 6—10, fruchtbare 4—6 oder selten 8. Samen schmal, zweiflügelig, unter jeder Schuppe öfter 4 oder 5, im zweiten (?) Jahre reifend.

Nur eine Art aus Japan: *Thujopsis dolabrata* (Thunb.) S. u. Z. ein hoher, immergrüner, einhäusiger Baum, mit quirlständigen Zweigen und zweizeiligen zusammengedrückten Zweigchen. Die Blätter stehen sich kreuzweise gegenüber und sind vierfach dachziegelig. Sie kommt in Japan zwischen dem 30° und 38° n. Br. im Hochgebirge in einer Erhebung von 400—1000 m vor und bildet majestätische Bäume von 35 m Höhe. Nach Mayr bildet sie in Nordjapan größere, dicht geschlossene Bestände. Die Art wurde 1853 von Lobb eingeführt, sie ist in Deutschland winterhart und bildet, frei auf Rasen gestellt, einen sehr schönen Schmuck.

Biota

wird von Beissner, wie folgt, gekennzeichnet:

Junger Zapfen kugelig, fast fleischig, fast eirund, hart, Zapfenschuppen 6—8, davon oft 4 fruchtbar, unterhalb der Spitze stachelspitzig, Samen ungeflügelt, unter jeder Schuppe zwei in härtlicher Schale, im ersten Jahre reifend.

Das Genus zählt nur eine Art: *B. orientalis*, aus Japan und China, ein immergrüner einhäusiger Baum von pyramidalem Wuchs. Die Zweige sind zweizeilig zusammengedrückt. Die Erstlingsblätter nadelförmig, kreuzständig; die Blätter älterer Zweige schuppenförmig, vierfach dachziegelig.

Fig. 72. Biota orientalis, nach Beissner. 1, 3 Jugendform (B. o. decussata). 2, 4 Uebergangsform (B. o. meldensis). 5—10 Erwachsene Formen. 5 Zweigstück. 6 Zweig mit Zapfen. 7 Längsschnitt durch den Zapfen. 8 Querschnitt durch denselben. 9 Samen. 10 Längsschnitt durch denselben.

Sie ist im nördlichen China, in Turkestan, auf Formosa, wahrscheinlich in Persien, im armenischen Hochland, in Transkaukasien wild oder verwildert, heimisch, außerdem in ganz China und Japan und verschiedenen Teilen Asiens kultiviert und wurde in Europa 1752 eingeführt. Es ist ein sehr verzweigter Baum, mit später als faseriger Bast sich lösender Rinde, von dichtem, schlank-ovalem oder kegelförmigem Wuchs, mit aufstrebenden Aesten.

In unseren Breiten bildet sie bloß einen großen Strauch oder kleinen Baum von frischgrüner, oft gelbgrüner Färbung und ist recht variabel.

Von den *Thujopsideen* bleibt nun noch

Libocedrus

zu besprechen übrig. Die Gattung wird charakterisiert durch zwei fruchtbare Zapfenschuppen, während zwei äußere und zuweilen zwei innere unfruchtbar sind. Unter jeder Schuppe 2 Samen, oberwärts geflügelt, flügelfruchtartig, im ersten Jahre reifend.

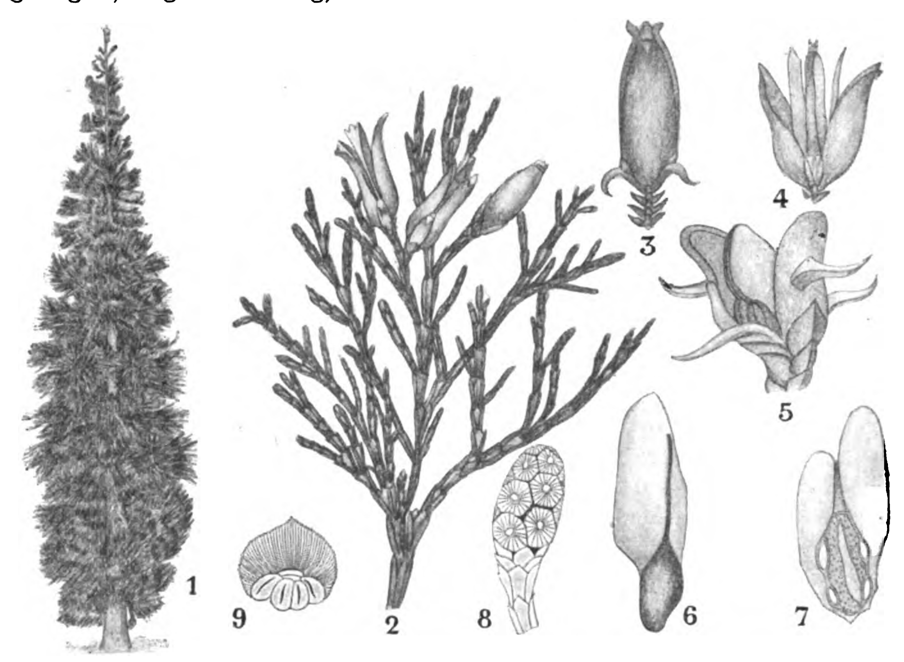


Fig. 73. Libocedrus decurrens. 1, 3, 4, 6, 8, 9 nach BEISSNER. 2, 7 nach TORREY. 5 Libocedrus Doniana, nach HOOKER. 1 Habitus. 2 Zweig mit Zapfen. 3 Geschlossener reifer Zapfen. 4 Aufgesprungener Zapfen. 5 Idem von L. Doniana. 6 Samen. 7 Samen im Längsschnitt. 8 Männliche Blüte. 9 Mikrosporophyll.

Es sind immergrüne einhäusige Bäume von der Tracht einer *Thuja*. Die Blätter sind schuppenförmig, vierfach dachziegelig, bald alle gleich, kreuzständig, angedrückt oder abstehend, bald in flachen Zweigchen, die seitlichen hochgekielt. Der Zapfen ist eirund oder länglich.

Es sind 8 Arten bekannt, von denen 2 Bewohner Chiles (*L. chilensis* ENDL. und *L. tetragona* ENDL.), 2 Neuseelands (*L. Doniana* ENDL., *L. papuana* T. v. M. [Neu-Guinea]), eine Neukaledoniens, eine Japans, eine Chinas (*L. macrolepis* B. u. H.) und eine Kaliforniens (*L. decurrens* TORR.) ist.

Wir werden uns auf

Libocedrus decurrens

beschränken.

Die Pflanze kommt in den Gebirgen Kaliforniens und in Oregon an der Westseite der Sierra-Nevada und im Küstengebirge in einer Er-

hebung von 1500—2700 m in nahrhaftem Boden, in feuchten Tälern, gemeinsam mit *Abies concolor* und *Pinus Lambertiana* vor und wurde 1852 von JEFFREY in Europa eingeführt.

Der Baum kann bis 56 m hoch werden, ist jung von schlankem, säulenförmigem Wuchs, später mit gestreckt-kegelförmiger, breiterer oder schmalerer Krone. Der junge Stamm und die Aeste haben abblätternde alte Stämme rotbraune, tiefrissige, weiße Rinde. Vielfach kultiviert, meist fälschlich unter dem Namen *Thuja gigantea*. Wird bei uns 15—20 m hoch und ist auch im Winter frischgrün.

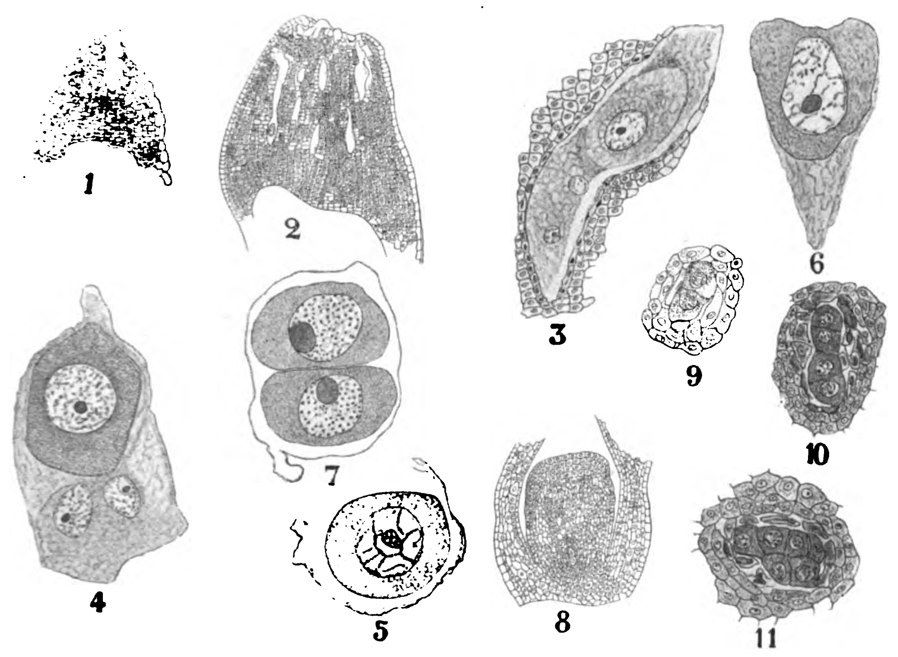


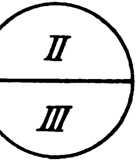
Fig. 74. Nach LAWSON. 1—5 Biota orientalis. 6—11 Libocedrus decurrens. 1 Längsschnitt durch den oberen Teil des Nucellus, einen jungen Pollenschlauch zeigend. 2 Selbiger im späteren Stadium, wenigstens 4 Pollenschläuche zeigend. 3 Pollenschlauchende mit Körperzelle und Schlauchkern. 4 Aelteres Pollenschlauchende mit Körperzelle, Stiel- und Schlauchkern. 5 Eine ♂ Zelle gerade vor der Befruchtung. 6 Körperzelle vor der Teilung. 7 Dieselbe geteilt. 8 Ovulum mit 2 Makrosporenmutterzellen. 9 Zwei Makrosporenmutterzellen. 10 Vier Makrosporen. 11 Ein Schnitt, 6 der 8 Makrosporen nach der zweiten Teilung zeigend.

In seinem Artikel in den Annals of Botany, Vol. XXI, 1907: The gametophytes and embryo of the Cupressineae, with special reference to Libocedrus decurrens bringt LAWSON manche wissenswerte Besonderheiten.

Die männliche x-Generation.

Wie bei den meisten *Cupressineen*, befinden sich im Pollen vor dem Ausstreuen 2 Kerne. Ausnahme machen nur *Juniperus* (STRASBURGER 1892) und *Cupressus* (COKER 1904), wo der Pollenkern sich erst nach der Bestäubung teilt. Prothalliumzellen werden, so wie bei allen *Coniferen* mit Ausnahme der *Abietineen* und *Podocarpeen*, nicht gebildet,

die Keimung der Mikrospore verläuft also nach dem Typus: Kurz vor der Bildung des Pollenschlauches teilt sich die Zelle II in Stielzelle und Körperzelle; im Pollenschlauch, der bis in die Archegonialkammer vordringt, befinden sich schließlich der Pollenschlauchkern, der Stielzellenkern und die Körperzelle. Wenn der Pollenschlauch die Archegonialkammer erreicht hat, teilt sich die Körperzelle in 2 gleiche männliche Zellen, wie bei allen *Cupressineen* incl. *Sequoia*, mit Ausnahme von *Cupressus Goweniana*, wo nach JUEL (1904) ein Komplex von mehreren Spermazellen gebildet wird, was jedoch von LAWSON für eine abnorme Zufälligkeit gehalten wird. Außer bei den *Cupressineen* kommen nur bei *Taxodium* und *Cryptomeria* 2 gleich große Spermazellen vor, ein Umstand, der LAWSON mit veranlaßt, diese Genera den *Cupressineen* zuzurechnen.



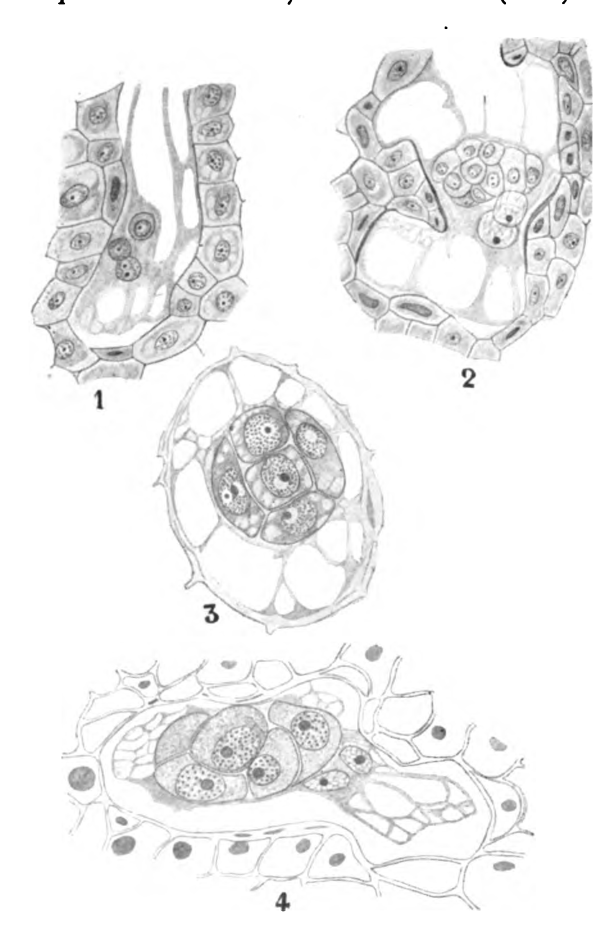


Fig. 75. Cupressus Goweniana, nach JUEL. 1 Spitze eines kleinen Pollenschlauches mit 2 vegetativen Kernen und ungeteilter generativer Zelle. 2 Spitze eines älteren, sehr großen Pollenschlauches mit 2 vegetativen Kernen und einem generativen Zellkomplex von ungefähr 20 noch zusammenhängenden Spermazellen. 3 Querschnitt einer Pollenschlauchspitze auf einem weit späteren Entwickelungsstadium, Spermazellen sehr groß, getrennt. 4 Längsschnitt einer Pollenschlauchspitze auf demselben Stadium, Spermazellen groß, getrennt, vor ihnen die beiden vegetativen Kerne.

Sonst sind die männlichen Zellen entweder von ungleicher Größe (*Taxus* [BELAJEFF 1893], *Podocarpus* [COKER 1902], *Torreya taxifolia* [COULTER and LAND 1905]), oder sie werden bloß durch deren Kerne repräsentiert, wie bei den *Abietineen* (DIXON 1894, BLACKMAN 1898, COULTER and CHAMBERLAIN 1901, FERGUSON 1901) und bei *Cephalotaxus* (LAWSON 1907). Der Pollenschlauch dringt nicht, wie bei den *Abietineen* und einigen anderen *Coniferen*, in das Archegon ein, sondern öffnet sich schon in der Archegonialkammer.

Die weibliche x-Generation.

Die Bestäubung findet lange vor Bildung der weiblichen x-Generation statt, es werden nämlich die Makrosporenmutterzellen erst zur Zeit der Bestäubung (Ende März) differenziert, und zwar meistens 2. Jede von ihnen bildet 4 Makrosporen, so daß 8 Makrosporen in zwei Reihen zu je 4 liegen. Um die Makrospore herum befindet sich eine einzige Schicht lockerer Zellen, welche vielleicht das Tapetum darstellt. Falls dem so ist, ist es sehr schlecht entwickelt und gleicht sehr wenig dem von *Taxodium* oder dem der *Abietineen.* Nur eine Makrospore keimt;

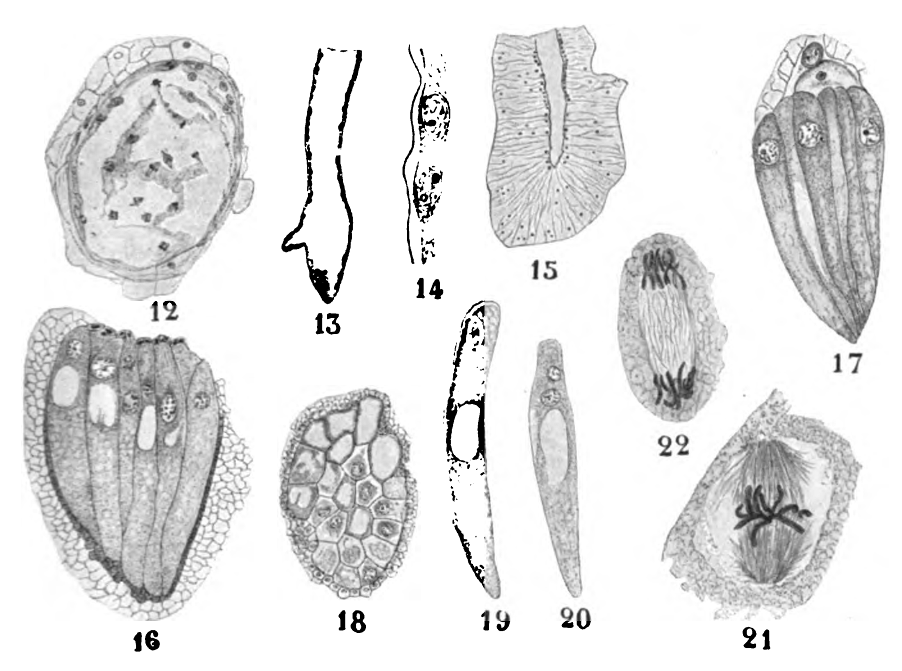


Fig. 76. Nach LAWSON. 12—14 und 22 Libocedrus, 15—21 Biota orientalis. 12 Makrospore kurz nach der Keimung mit zahlreichen freien Kernen. 13 Teil einer gekeimten Makrospore. 14 Ein Teil des wandständigen Plasmas derselben. 15 Normale Prothalliumbildung mittels Alveolen. 16 Archegonkomplex, die einfache Mantelzellenschicht um die ganze Gruppe zeigend. 17 Archegongruppe mit einem Teil der Archegonialkammer mit Pollenschlauchinhalt. 18 Querschnitt einer Archegongruppe mit der gemeinsamen Mantelzellschicht. 19 Archegon mit Zentralkern in Teilung. 20 Ein solches mit Bauchkanalkern und Eikern. 21, 22 Zentralkern in Teilung zur Bildung des Eikerns und des Bauchkanalkerns.

das Prothallium wird in der üblichen, von Frl. SOKOLOWA beschriebenen Weise gebildet (Fig. 76, 15). Die Makrosporenmembran ist deutlich, aber dünn, wie bei *Biota, Cupressus* und *Chamaecyparis.* Das sterile Gewebe an der Spitze des Prothalliums wächst aufwärts und bildet eine schüsselförmige Archegonkammer (Fig. 76, 17), auf deren Boden ein Archegonkomplex liegt.

Die Archegone

liegen in einem Komplex in der Zahl von 10—15. 4—6 Halszellen, in einer Etage angeordnet, sind vorhanden. Eikern und Bauchkanalzellkern werden in allen Archegonen simultan gebildet, und wie bei allen

Cupressineen incl. *Sequoia* beschränkt sich die Bildung der Bauchkanalzelle auf deren Nucleus, es wird also zwischen Bauchkanalzellkern und Eikern keine Membran gebildet. Das kommt aber außerhalb der *Cupressineen* auch vor, nämlich bei *Podocarpus, Cephalotaxus, Torreya*; soweit bekannt, kommt nur bei den *Abietineen* eine Bauchkanal z e l l e vor, in welcher Hinsicht letztere also primitiver sind, dagegen in der männlichen x-Generation mit deren nackten Spermakernen wieder mehr abgeleitet. Die Halszellen bleiben bei allen *Cupressineen*, auch bei *Thuja* (*Biota*), entgegen der Annahme LANDS, intakt bis zur Zeit der Befruchtung. Auch bildet *Thuja* (*Biota*) nicht, wie LAND meint, nur

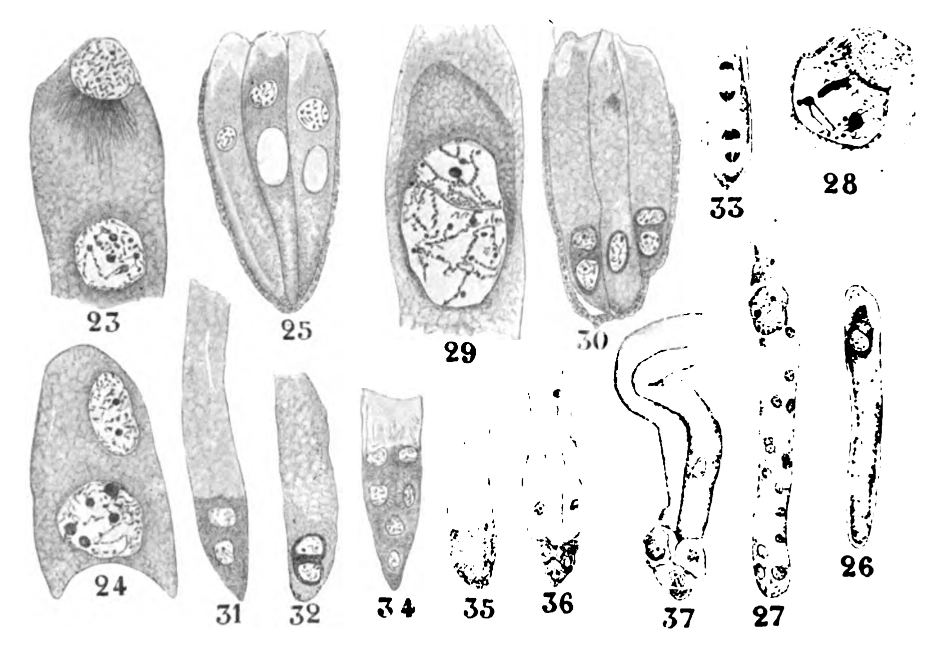


Fig. 77. Nach LAWSON. Thuja (Biota): 23, 24, 26—29, 31, 34. Libocedrus: 25, 30, 32, 33, 35—37. 23 Bauchkanalkern und Eikern gerade nach deren Bildung. 24 Aelteres Stadium. 25 Archegonkomplex gerade vor der Befruchtung. 26 Kopulation von Ei- und Spermakern. 27 Archegon mit Spermakern und Eikern kopulierend, oberhalb der beiden das ♂ Cytoplasma; im Archegon zahlreiche sogenannte Proteidvakuolen. 28 Sperma und Eikern in Kopulation, den Unterschied zwischen beiden in der Struktur ihres chromatischen Inhalts zeigend. 29 Aelteres Stadium, der Spermakern hat sich vergrößert und ist dem Eikern in bezug auf die chromatische Struktur ähnlich geworden. 30 Archegonkomplex mit 3 Proembryonen. 31—36 Embryoentwickelung.

6 Archegone, sondern bisweilen sogar 24. Um den Archegonkomplex herum findet sich bei *Libocedrus* und bei allen anderen von LAWSON untersuchten *Cupressineen* e i n e Schicht von Mantelzellen. Im Gegensatz zu den *Cupressineen* sind bei den *Podocarpeen*, *Taxeen* und *Abietineen* die Archegonien gering an Zahl und n i c h t zu Komplexen vereinigt, so daß jedes Archegon seine eigene kleine Archegonkammer bildet und also von den beiden ♂ Kernen eines Pollenschlauches nur einer funktionieren kann.

Bei den *Cupressineen* hingegen (mit Ausnahme von *Sequoia*, bei der jedoch, wie oben beschrieben, ebenfalls beide ♂ Kerne funktionieren)

werden alle ♂ Kerne sämtlicher bis dahin vorgedrungener Pollenschläuche in die gemeinsame Archegonialkammer entleert, und es können also sämtliche ♂ Kerne funktionieren, in welcher Hinsicht also die *Cupressineen* primitiver als die *Abietineen* sind.

Befruchtung und Embryobildung.

In der Regel tritt eine männliche Zelle in ein Ei ein, der ♂ Kern schlüpft aus der männlichen Zelle aus und verschmilzt mit dem Eikern.

Aus dem Zygotekern bilden sich, wie bei *Thuja*, 8 freie Kerne. Die Zellen des Proembryos ordnen sich in 3 Etagen an, von denen die obere die Haustorialrosette, die mittlere die Suspensoren, und die untere den eigentlichen Embryo bildet, wie bei *Thuja*.

Mit *Libocedrus* ist die letzte Gattung der *Thujopsideae* besprochen, es bleiben nun noch 2 Untergruppen der *Cupressineae* zu erörtern übrig, nämlich die *Actinostrobaceae* und die *Juniperaceae*. Fangen wir mit den

Actinostrobaceen

an, einer Gruppe, welche, wie SAXTON (Preliminary Account of the Ovule, Gametophytes and Embryo of Widdringtonia cupressoides, Bot. Gaz., Sept. 1909, p. 1161 ff.) sagt, von den übrigen *Cupressineen* viel besser durch Merkmale der x-, als durch solche der 2x-Generation getrennt ist. Zumal ist dies der Fall mit der weiblichen Generation, wo die eigentümliche Stellung der Archegonien, sowie das bleibend multinukleäre Prothallium die Gruppe von den sonstigen *Cupressineen* scharf trennt. Hingegen erinnert die Stellung der Archegonien an die von *Sequoia*, und SAXTON hält es für möglich, daß die *Actinostrobaceen* zwischen den *Sequoiaceen* und den übrigen *Cupressineen* vermitteln.

Die *Actionostrobaceen* bilden bei MASTERS (Journ. Linnean Soc., XXX, Botany, 1895, p. 11) die Untergruppe *Callitrinae* der *Cupressineae*. Er zerlegt sie in folgender Weise in Gattungen:

Zweige zusammengedrückt, die Strobilusachse nicht verlängert, die Kegel einzeln, Kegelschuppen 4	*Tetraclinis*
Zweige kantig, die Kegel rispig, die Strobilusachse über die basalen Schuppen hinaus verlängert, 6—8 ungleiche Kegelschuppen . . .	*Callitris*
6 gleiche Kegelschuppen	*Actinostrobus*
4 „ „	*Widdringtonia*

Wie schon aus diesem Schlüssel hervorgeht, steht *Tetraclinis* mit nur einer Art (*T. articulata* = *Callitris quadrivalvis*) *Widdringtonia* mit ihren 4 Kegelschuppen am nächsten. Nach SAXTON, der die Pflanze aber nicht untersuchen konnte, ist diese *Tetraclinis* wahrscheinlich sehr nahe mit *Widdringtonia* verwandt und nur verschieden durch die viel geringere Zahl der Ovula und in gewissem Grade auch durch die Blätter. *Tetraclinis* wurde von MASTERS von *Callitris*, mit der sie bis dahin vereinigt wurde, getrennt, eine Trennung, die auch geographisch sehr berechtigt ist, da *Tetraclinis articulata* unter dem Namen *Callitris quadrivalvis* die einzige afrikanische Art dieser sonst rein australischen Gattung war.

Ueber die Gattungsgrenzen innerhalb der *Actinostrobaceen* besteht noch manche Meinungsverschiedenheit, so schließen BENTHAM und HOOKER, EICHLER, JACKSON, BOLUS und WOLLEY-DOD und MARLOTT

Widdringtonia in *Callitris* ein, wodurch *Callitris* geographisch wieder in Afrika und Australien vorkommt. Hingegen hat ENDLICHER die afrikanische Gattung *Widdringtonia* von der australischen Gattung *Callitris* getrennt, und ihm wird darin von MASTERS, RENDLE, SIM und MAIDEN gefolgt. SAXTON, der in der Kapkolonie in den Staatsplantagen bei Tokai verschiedene Arten von *Callitris* und *Widdringtonia* studieren konnte, sagt, er sei gewiß, daß niemand, der die gleiche Gelegenheit zum Vergleichen beider Gattungen hatte, auf den Gedanken kommen würde, sie zu vereinigen. Sowohl in den Kegeln, wie in der Beblätterung sind beide Gattungen recht verschieden.

Frenela ist ein Synonym von *Callitris* in unserem Sinne und *Fitzroya* wird von MASTERS zu den *Thuinae* gestellt, von EICHLER, ENGLER und PRANTL und von BEISSNER aber zu den *Actinostrobaceen* gerechnet. Diese Gattung, mit der *Diselma* synonym ist, ist noch wenig bekannt, so daß ihre Stellung zweifelhaft ist.

Wir rechnen also zu den *Actinostrobaceen* die australischen Gattungen:

Actinostrobus und
Callitris,

die afrikanischen Gattungen:

Tetraclinis (monotypisch) und
Widdringtonia,

sowie vorläufig die südamerikanich-australische Gattung:

Fitzroya.

1 2 3 4 5 6

Fig. 78. Actinostrobus pyramidalis MIQ. 1, 2 Zweigstücke mit ♂ Blüten nach der Natur. 3 Blattzweig, nach EICHLER. 4 Habitus eines Zweiges nach einem Exemplar im Reichsherbarium zu Leiden. 5 Zapfen aufrecht, 6 von unten, nach EICHLER.

Wir wollen nun diese Gattungen nach MASTERS kurz charakterisieren:

Actinostrobus MIQ.

Die Gattung wurde von MIQUEL in LEHMANNS Plantae Preissianae, I, p. 664 (1848) aufgestellt. Die vegetativen Organe sind denen von *Callitris* sehr ähnlich, indem die Zweiglein gegliedert, 3-kantig sind, und die homomorphen Blätter in alternierenden dreigliederigen Kreisen stehen. Nur die Spitze eines jeden Blattes ist frei, der untere Teil mit

dem Zweig verwachsen. Die Mikrosporophylle stehen in 6 quirligen Reihen in 3-gliederigen Wirteln, also wie die Laubblätter. Sie tragen 2—4 Mikrosporangien. Die einzelstehenden weiblichen Kegel stehen an den Enden kurzer holziger Stiele, welche dicht bedeckt sind mit 6 Reihen angedrückter, deltoider oder kahnförmiger, membranartiger Blätter, von denen die oberen den Kegelschuppen dicht angedrückt sind. Die Makrosporophylle bilden einen Wirtel von 6 holzigen, länglichen, zugespitzten, gleich großen Schuppen, scheidig an den Rändern, und umgeben eine kurze konische Verlängerung der Strobilusachse. Die Ovula sind gerade und 2—3-flügelig. Nach LUBBOCK haben die Keimpflanzen 3 linear-pfriemenförmige Kotyledonen, und die Primärblätter haben die gleiche Form. Es sind 2 Arten bekannt, beide aus Westaustralien. x-Generation unbekannt.

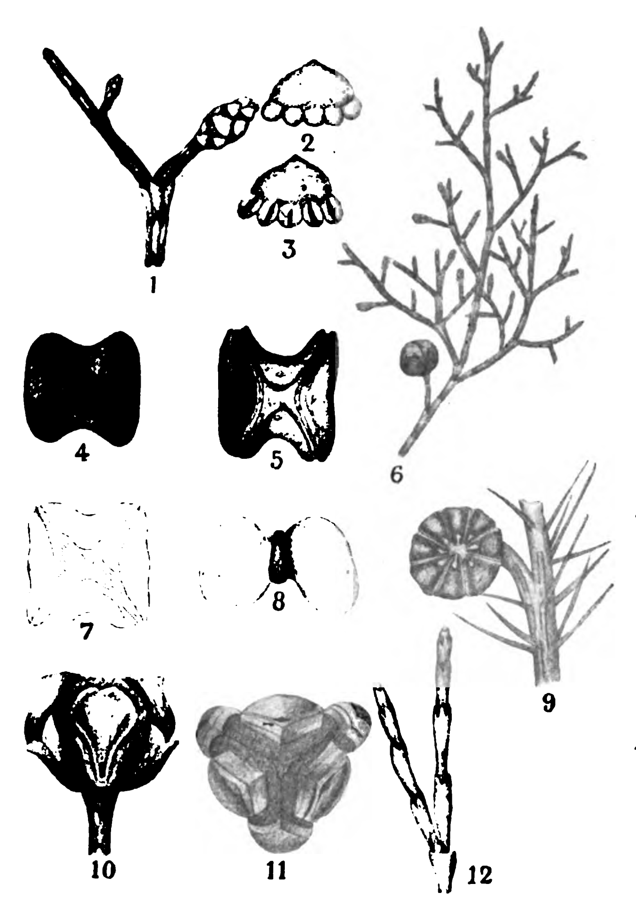


Fig. 79. Tetraclinis und Callitris. 1—8 Tetraclinis articulata, nach EICHLER. 9 Callitris Macleyana F. v. M., nach v. MÜLLER. 10—12 Callitris rhomboidea R. BR., nach EICHLER. 1 Zweig mit ♂ Blüten. 2 Mikrosporophyll von oben, 3 von unten gesehen. 4, 5 Frucht von oben, 4 geschlossen, 5 klaffend. 6 Zweig mit ♂ Blüten und einer Frucht. 7 Frucht im Querschnitt. 8 Samen. 9 Zweig mit Frucht. 10 Zapfen aufrecht, 11 von oben. 12 Blattzweig.

Callitris VENT.

Die Gattung wurde 1808 von VENTENAT begründet. Sie ist synonym mit *Frenela* MIRBEL. Sie enthält nur australische und neukaledonische Arten. Weitere Synonyme sind: *Leichartia* SHEPHERD und *Octoclinis* F. v. MÜLLER.

Die vegetativen Organe sind denen von *Actinostrobus* recht ähnlich, aber sie hat 6—8 ungleich große quirlige Kegelschuppen und zahlreiche Ovula auf jeder Schuppe. Im Gegensatz zu *Actinostrobus* gibt es einen plötzlichen Uebergang zwischen den Laubblättern und den Kegelschuppen. Die aufrechten Ovula stehen, wie die Narben nach dem Abfallen derselben verraten, etwa dekussiert; wir sehen erstens eine Narbe an der

Basis in der Mediane, dann zwei in höherer Insertion, eine an jeder Seite der Mediane, dann eine mediane und wieder zwei laterale.

Der Keimling hat zwei lineare, ausgebreitete, oberirdische Kotyledonen.

Nach SAXTON ist von der x-Generation genug bekannt, um sagen zu können, daß sie sich in der Hauptsache wie bei *Widdringtonia* entwickelt, wir wollen sie also unter *Widdringtonia* behandeln.

Fitzroya,

deren Zugehörigkeit zu den *Actinostrobaceen*, wie gesagt, zweifelhaft ist, wurde 1852 von Sir JOSEPH HOOKER in the Journal of the Horticultural Society of London, VI, p. 264 begründet auf einen stets grünen Baum von Chile und Patagonien.

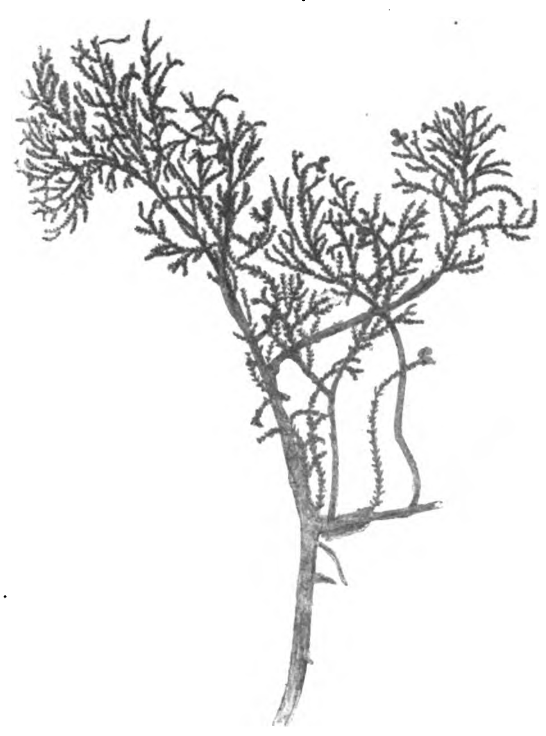


Fig. 80. Fitzroya patagonica. Habitus eines Zweiges nach einem Exemplar in dem Reichsherbarium zu Leiden.

BENTHAM fügte später einen tasmanischen Strauch hinzu, welcher von HOOKER als eine besondere Gattung *Diselma* (Flor. Tasman., I, p. 353) beschrieben worden war.

BEISSNER beschreibt die Gattung in seinem Handbuch der Nadelholzkunde, 2. Aufl., 1909, wie folgt:

„Zapfenschuppen 2—3, fruchtbar, einreihig, zwischenklappig, durch die äußeren unfruchtbaren ein- bis zweireihigen Samen unter der Schuppe 2—3, zwei- oder dreiflügelig.“

„Sehr verzweigte einhäusige Bäume und Sträucher. Blätter klein, dreifach quirlständig oder kreuzständig, gegenüberstehend.“ „2 Arten, die eine der typische Baum in den Gebirgen Süd-Chiles, die andere Art in Tasmanien, ein aufrechter Strauch.“

Von der x-Generation ist nichts bekannt.

Tetraclinis MASTERS.

Syn. *Thuja articulata* VAHL 1791; *Callitris quadrivalvis* RICH. Die Gattung, welche nur eine Art, eben diese *Callitris quadrivalvis* enthält, wurde von MASTERS von *Callitris* getrennt und die Art in *Tetraclinis articulata* MASTERS umgetauft.

Es ist der Sandrakharz-Baum von Marokko, welcher schon den Römern als vorzügliches Bauholz bekannt war; er wächst in Nordafrika.

Er hat gegliederte Zweige wie *Callitris*, ist aber verschieden durch seine abgeflachten (nicht dreikantigen), sparrigen, *Salicornia*-artigen

Zweige, seine vierreihige uniforme Beblätterung, seine einzelnstehenden weiblichen Kegel aus 4 fast gleichen dekussaten oder pseudo-verticillaten Schuppen bestehend, welche anfänglich etwas fleischig sind, und durch die zwei gleichflügeligen aufrechten Ovula auf jeder Schuppe. Die Achse des Strobilus ist nicht wie bei *Callitris* über die Schuppen verlängert.

Die tertiäre fossile *Callitris Brogniarti* (RENAULT, Cours de Botanique fossile, Conifères, tab. 15, fig. 9) gehört nach MASTERS eher zu *Tetraclinis* als zu *Callitris*.

Von der x-Generation ist recht wenig bekannt. GOEBEL bildet ein Ovulum von *Tetraclinis* (*Callitris quadrivalvis*) ab mit einer großen Zahl von Zellen, welche vermutlich Makrosporenmutterzellen sind. Auf älteren Stadien von *Widdringtonia* fand SAXTON eine große Gruppe von Zellen, die wahrscheinlich Makrosporen sind, so daß vermutlich die Bildung der Makrosporen bei *Tetraclinis* und bei *Widdringtonia* in gleicher Weise verläuft, sonst ist von der x-Generation von *Tetraclinis* nichts bekannt.



Fig. 81. Widdringtonia juniperoides. 1 Habitus eines Zweiges nach einem Exemplar im Reichsherbarium zu Leiden. 2 Blattzweig. 3 Zapfen aufrecht, 4 von oben. 2—4 nach EICHLER.

Widdringtonia ENDL.

Im Jahre 1833 schlug BROGNIART den Namen *Pachylepis* für gewisse mit *Callitris* verwandte Pflanzen aus Südafrika vor. ENDLICHER akzeptierte diesen Namen nicht, da LESSING schon eine *Compositen*-Gattung so genannt hatte. Diese letztere Gattung ist nicht allgemein angenommen worden, da aber auch niemand später *Pachylepis* angenommen hat, ist es trotz BROGNIARTS strikter Prioritätsrechte wohl besser, mit MASTERS den Namen *Widdringtonia* zu behalten.

Die Arten von *Widdringtonia* sind von denen von *Callitris* sowohl im Habitus, als in den Blättern verschieden, indem die Zweige rund, die Blätter gegenständig und dekussat sind (nicht in 3-gliederigen Wirteln) oder an den schnell wachsenden Sprossen spiralig stehen. Die nicht

gegliederten Zweige sehen denen von *Thuja* oder *Cupressus* am ähnlichsten, indem einige der Blätter weniger verwachsen sind als bei *Callitris*. Die männlichen Blüten sind endständig und sehr klein, die Mikrosporophylle oval, zugespitzt, mit 2—3 Mikrosporangien. Die weiblichen Kegel von *W. cupressoides* stehen lateral an den Zweigen, jeder Kegel in der Achsel eines deltoiden Blattes. Es sind 4 gleich- oder fast gleichgroße, dekussate oder etwas spiralig gestellte Kegelschuppen vorhanden. Sie sind zunächst korkartig, warzig und ausgebreitet zur Freistellung der jungen Ovula, zuletzt sehr dick, holzig und über den Samen geschlossen. Die Samen sind dick, eiförmig oder dreieckig, schmal geflügelt. Hierher *W. juniperoides*, der Zederbaum der Boeren in Transvaal. Sechs Arten aus Afrika (inkl. Madagaskar und Mauritius) sind bekannt.

Die x-Generation wurde 1909 in der Bot. Gaz. von SAXTON[1]) beschrieben, der damit den ersten Beitrag zur x-Generation der *Actinostrobaceen* lieferte. Ihm sei folgendes entliehen:

„In der Kapkolonie sind bloß zwei *Coniferen* einheimisch: *Podocarpus Thunbergi* HOOK. und *Widdringtonia cupressoides* ENDL. Beide sind auf die Spitzen und oberen Abhänge der Gebirge beschränkt.“ Die größte Schwierigkeit für SAXTONS Arbeit war die Beschaffung des Materiales von *W. cupressoides*. Die Pflanze wächst nur in einer Höhe von 2000 Fuß und mehr, überdies enthält ein beträchtlicher Bruchteil der Kegel nur abortierte Ovula, vollständige Serien wurden denn auch nicht erhalten. Als bestes Fixierungsmittel stellte sich heraus:

100 ccm Pikrinsäure einer gesättigten Lösung in 50-proz. Alkohol,
5 ccm Eisessig,
5 g Sublimat.

Die Färbung gelang am besten mit 8—10mal verdünntem DELAFIELDschen Hämatoxylin.

Makrostrobili.

Die jüngsten Makrostrobili hatten etwa 3—4 mm Durchmesser, als die 2 dekussaten Schuppenpaare weit geöffnet waren. Die Zahl der Ovula beträgt 20—30. Sie sind anscheinend gleichmäßig über das abgeflachte Ende der Strobilusachse verteilt. Das ist jedoch nur scheinbar, in der Tat stehen sie auf den verwachsenen Basalteilen der Schuppen. Durch das Wachstum der Schuppenbasis treten die Ovula weiter auseinander, und nachdem die ersteren miteinander verwachsen sind, stehen die Ovula auf den Seiten der Streifen, wo die unteren und oberen Schuppen sich begegnen.

Das Ovularintegument ist lang, die Mikropylarröhre also auch. Die kleinzellige Schicht, welche die Mikropylarröhre an ihrer Unterseite auskleidet, wächst bedeutend kurz nach der Bestäubung, wodurch die Mikropylarröhre bedeutend enger wird, jedoch nie ganz verschlossen. Der Verschluß kommt anscheinend zustande durch die Anhäufung von Staub etc. an der Spitze der Mikropylarröhre.

Die Mikrostrobili

sind ungefähr reif, wenn die Ovula nur noch einen undifferenzierten Nucellus (Fig. 82, 1) zeigen. Sie sind sehr klein und so wenig auf-

1) Die Arbeiten SAXTONS über Widdringtonia in der Bot. Gazette, July 1910 und über Callitris in den Annals of Botany, July 1910 konnten nicht mehr berücksichtigt werden. (Notiz während des Druckes.)

fallend, bis sie zur Reifezeit ihre Farbe ändern, daß es nicht gelang, Entwickelungsmaterial des Pollens zu erhalten.

Die Sporophylle sind schildförmig, etwas zugespitzt an der Spitze des Strobilus und tragen 5 Mikrosporangien, deren Wand nur eine Zellschicht dick ist, auf der abaxialen Seite des Stieles.

Der Pollen ist sehr dickwandig und hat sogar in den jüngsten Keimungsstadien nur noch einen Kern. Eine prothalliale Zelle wurde nicht gefunden, sie scheint den *Cupressineen* überhaupt zu fehlen, wie Coker an 9 Gattungen (inkl. *Callitris*) nachwies.

Eine Teilung des Nucleus wurde, wie gesagt, im reifen Pollen nicht gefunden, nach Coker findet sie bei *Callitris* vor dem Ausstreuen statt.

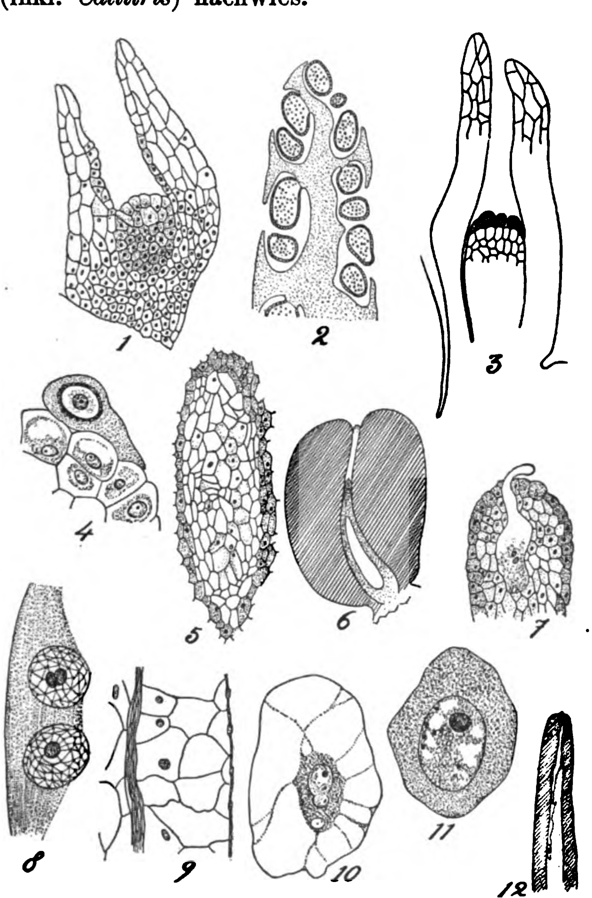


Fig. 82. **Widdringtonia cupressoides**, nach Saxton. 1 Längsschnitt eines jungen, noch nicht bestäubten Ovulums. 2 Medianer Längsschnitt eines Mikrostrobilus. 3 Medianer Längsschnitt eines bestäubten Ovulums. 4 Auf dem Nucellus keimendes Pollenkorn. 5 Medianer Längsschnitt des zentralen Teiles des Nucellus, die vielen Makrosporen (?) zeigend. 6 Skizze eines ganzen Ovulums im optischen Längsschnitt. 7 Pollenschlauch, in der Nucellusspitze eingedrungen. 8 Protoplasmatischer Wandbelag der gekeimten Makrospore. 9 Anfang der Prothalliumbildung. 10 Pollenschlauchspitze, schief getroffen. 11 Körperzelle der Fig. 10, stärker vergrößert. 12 Längsschnitt durch den oberen Teil des Nucellus, nachdem das Prothallium fertig ist, die charakteristische Lage des Pollenschlauches zeigend.

Die Ovula.

Material zum Studium der Makrosporenbildung wurde nicht erhalten. In schon etwas alten Ovulis ist der Nucellus deutlich differenziert in eine zentrale und in eine periphere Region. Die Zellen der zentralen Region sind etwas größer (Fig. 82, 5) und haben nur recht wenig Protoplasma. Wahrscheinlich stellen diese Zellen eine große Gruppe von Makrosporen dar, von denen schließlich eine das Prothallium bildet. Gehemmte Prothallien, wie solche Lawson für *Sequoia sempervirens* beschreibt, wurden bei *Widdringtonia* nicht gefunden, einmal aber zwei solche gehemmte Prothallien bei *Callitris verrucosa*.

In der sich entwickelnden Makrospore bildet sich bald ein wandständiger Plasmaschlauch mit einer einzigen Schicht freier Kerne. Das Integument ist dann geflügelt geworden, die Flügel sind nur eine Zellschicht dick (Fig. 82, 6). Nur ein Pollenschlauch scheint in der Regel einzudringen, wenn auch meistens 3 Pollenkörner ihre Keimung auf der Nucellarspitze anfangen. Im Pollenschlauch finden sich nur 2 Kerne, zweifellos der Schlauchnucleus und der generative Kern.

Die Prothalliumbildung fängt in der für *Coniferen* üblichen Weise mittels Alveolenbildung an. Die so gebildeten Zellen sind stets einkernig, und die ursprünglichen Zellwände bleiben bestehen. Der spätere zwei- und mehrkernige Zustand der Prothalliumzellen entstand also nicht wie der binukleäre Prothallus von *Cryptomeria* (Lawson).

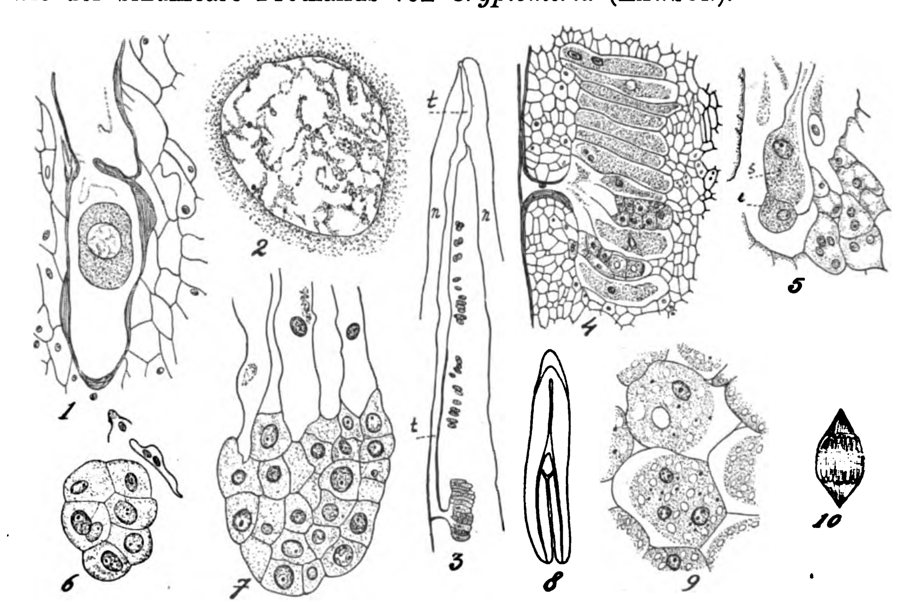


Fig. 83. Widdringtonia cupressoides, nach Saxton. 1 Spitze des Pollenschlauches der Fig. 82, 12. 2 Kern der Körperzelle der Fig. 1. 3 Obere Hälfte eines medianen Längsschnittes des Nucellus (n) und des Prothalliums (p), die Lage von Pollenschlauch (t) und Archegonien zeigend. 4 Die untere Archegongruppe der Fig. 3, zwei der Archegonien haben einen Embryo. 5 Suspensor (s) mit einer einzigen Embryozelle (e), die Vielkernigkeit der Prothalliumzellen in dieser Figur gut sichtbar. 6 Sehr junger Embryo in medianem Längsschnitt. 7 Aelterer Embryo. 8 Medianer Längsschnitt eines fast reifen Embryos. 9 Zwei vielkernige Zellen eines alten Prothalliums. 10 Karyokinese in einem sehr jungen Embryo.

Der Pollenschlauch dringt schon in die Mikrospore ein, bevor Wandbildung stattfindet, und kann bis zur Hälfte der Makrosporenlänge vordringen. Jetzt finden sich im Prothalliumschlauch 3 Kerne, alle in eine ziemlich dichte Plasmamasse eingebettet. Es sind dies die Körperzelle (Fig. 82, 11) und der Stiel- und Schlauchnucleus. Später gehen letztere zugrunde, und es bleibt nur noch die Körperzelle übrig. Wahrscheinlich teilt sie sich später in zwei Spermnuclei.

Die Archegonien im erwachsenen Prothallium zeigen in ihrer Verteilung große Uebereinstimmung mit der von *Sequoia sempervirens* (vergl. Fig. 61, 17 mit Fig. 83, 4), ihre Zahl beträgt etwa 50. — In der unteren Archegongruppe der Fig. 83, 4 sind zwei Archegone befruchtet, und da

nur ein Pollenschlauch eindringt, sind offenbar, wie bei den *Cupressineen* üblich, zwei funktionierende Spermazellen gebildet worden.

Halszellen konnten nicht mit Sicherheit nachgewiesen werden, das Material war aber sehr unvollständig. Die Archegonien entstehen tief im Inneren des Thallus, und das mag der Grund sein, weshalb keine Halszellen gebildet werden; zwar ist das auch der Fall bei *Sequoia*, wo die Archegonien trotzdem Halszellen ausbilden, aber bei *Sequoia* wachsen die Archegonien heran, bis ihr Hals die Oberfläche des Prothalliums erreicht, während sie bei *Widdringtonia* tief ins Prothallium versenkt bleiben. Möglicherweise auch verkümmern die Halszellen, diese Möglichkeiten gibt SAXTON zu, schließt aber damit, zu sagen: „and I believe that none are ever formed“.

Mantelzellen werden um die Archegongruppen herum nicht oder nur selten gebildet. Der Embryo gleicht dem von *Sequoia*. Die Prothalliumzellen, anfänglich, wie gesagt, einkernig, werden später zwei- bis mehrkernig durch Karyokinese. Zahlreiche dies zeigende Fälle wurden bei *Callitris cupressiforme* und *Muelleri* gefunden.

Bei *Callitris cupressiformis* und *Muelleri* hat die 2x-Generation 24 Chromosomen, die x-Generation 12, während *Widdringtonia cupressoides* nur 12 Chromosomen in der 2x-Generation und 6 in der x-Generation hat.

Falls die Archegonuntersuchung richtig ist, unterscheidet sich *Widdringtonia* von allen anderen *Coniferen* durch den Mangel der Halszellen, in der Anordnung der Archegonien zeigt sie große Uebereinstimmung mit *Sequoia*, in dem Vorhandensein eines binukleären Prothalliums mit *Cryptomeria*, jedoch mit dem Unterschied, daß diese Eigentümlichkeit bei *Widdringtonia* lebenslang bestehen bleibt, während die Prothalliumzellen bei *Cryptomeria* schließlich durch weitere Teilung doch wieder einkernig werden.

Sollte es sich in der Tat herausstellen, daß die Halszellen den Archegonien fehlen, so hätten wir hier bei einer *Conifere* den Anfang der weitgehenden Reduktion der Archegonien, wie sie bei den *Gnetaceen* auftritt.

Interessant ist es, daß die Karyokinese, welche die Prothalliumzellen zweikernig macht, simultan mit dem Abschneiden des Bauchzellkernes stattfindet; das könnte darauf hindeuten, daß alle Prothalliumzellen von *Widdringtonia* potentiell Archegonien wären. Fehlen in der Tat die Halszellen, so ist der einzige Unterschied zwischen einem Archegon mit seinem Bauchkanal- und Eikern und den anderen binukleären Prothalliumzellen die Größe, und das würde uns wieder das Verhalten von *Gnetum* verständlicher machen.

Von den *Cupressineen* bleibt nur noch die Gruppe der

Juniperaceae

zu erörtern übrig. Der Name *Juniperus* wird schon von den Alten, z. B. von PLINIUS, benutzt, das Genus jedoch, botanisch gesprochen, von TOURNEFORT 1700 begründet, von LINNÉ 1737 angenommen und später ohne oder mit geringer Modifikation von allen Botanikern so aufgefaßt.

Die Gattung ist durch die verwachsenden saftigen Kegelschuppen gut begrenzt. Die Beblätterung ist dimorph. Die anatomische Struktur der freien Blätter ist der Hauptsache nach dieselbe wie die der verwachsenen. In beiden Fällen sind die Stomata ganz oder fast ganz auf die Oberseite beschränkt. Die Harzkanäle verlaufen dicht unter der Epidermis an der Oberseite des Blattes.

Das einzige Gefäßbündel nimmt das Zentrum strahliger Reihen chlorophyllhaltiger Parenchymzellen ein, welche in den adnaten Blättern dichter gedrängt sind als in den freien. Unter der Epidermis findet sich in beiden Arten von Blättern ein Hypoderm. Bei *Juniperus drupacea* findet sich ein einziger großer Harzkanal in der Nähe des Phloems des Gefäßbündels. Die Entwickelung zeigt, daß die Blätter ursprünglich an der Basis frei sind, später aber mithinaufgehoben werden, wenn die Achse sich verlängert, und dann zum Teil mit ihr verwachsen.

Die männlichen Blüten sind kätzchenartig, axillär oder terminal, am Ende kurzer Sprosse und zeigen keine Uebergänge zwischen Blättern und Sporophyllen. Es sind 4—8 Sporangien pro Sporophyll vorhanden. Die Mikrosporen sind kugelig.

Es werden 3 Sektionen unterschieden:

I. *Caryocedrus* Endl. (*Arceuthos* Antoine u. Kotschy). Frucht mit 3—4 Schuppenquirlen, in der Regel um einen der mittleren fruchtbaren Samen zu einem drei-, oder durch Abort zwei- bis einfächerigen Steinkern verwachsen, sonst wie *Oxycedrus*.

Nur eine Art: *J. drupacea* Labill. auf den Gebirgen Kleinasiens und des nördlichen Syriens, auch vereinzelt im Balkangebiete. Bis 10 m hoch. Blätter dreikantig, lanzettlich, starr, abstehend, später zurückgeschlagen, 15—20 mm lang. Früchte 18—25 mm im Durchmesser. Der sogenannte pflaumenfrüchtige Wacholder. Nur an günstigen Stellen in Mitteleuropa kultiviert, z. B. am Heidelberger Schlosse.

Fig. 84. **Juniperus drupacea.** 1 Laubzweig, nach einem Exemplar im Reichsherbarium zu Leiden. 2 Frucht aufrecht, 3 von unten, 4 im Querschnitt. 2—4 nach Eichler.

II. *Oxycedrus* Endl. Blattquirle dreizählig; Laubblätter nadelförmig, am Grunde nicht herablaufend, ohne Harzdrüsen. Knospen behüllt. Blüten zweihäusig, in beiden Geschlechtern blattwinkelständig, mit Schuppenhülle; ♀ nur aus 1—2 Fruchtblattquirlen, von welchen allein der oberste resp. einzige fruchtbar, mit je einem seitlichen Samen pro Fruchtblatt. Samen frei, zuweilen nicht alle ausgebildet, mit Harzdrüsen am Umfang. 8—10 Arten.

Juniperus communis L., durch ganz Europa, Mittel- und Nordasien verbreitet, die Varietät *nana* Willd. (*J. alpina* Gaud., *J. prostrata* Hort.) in den alpinen und subalpinen Regionen von Europa, Asien und Nordamerika.

J. Oxycedrus L., durch größere, glänzend braunrote Beeren, sowie durch kantige Zweige und unterseits scharfkielige Blätter verschieden, im Mittelmeergebiete bis Kaukasien.

J. macrocarpa SIEBTH., ebenfalls im Mittelmeergebiete, hat noch größere Früchte (12—15 mm Durchmesser) von glänzend-dunkler, purpurner Färbung mit grauviolettem Reif.

J. rigida S. u. Z., *J. conferta* PARL., *J. taxifolia* H. u. ARN. sind japanisch, letztere auch in China.



Fig. 85. Fig. 86.

Fig. 85. Juniperus Oxycedrus, nach einem Exemplar im Reichsherbarium zu Leiden. 1 Zweig mit männlichen Blüten. 2 Fruchtzweig.

Fig. 86. Juniperus Sabina, nach Exemplaren im Reichsherbarium zu Leiden. 1, 3 Fruchtzweige. 2 Laubzweig. 1 nach einem kultivierten Exemplare aus Frankfurt, 3 nach einem wilden Exemplare aus dem Nicolaital in Wallis.

III. *Sabina* ENDL. Blattquirle meist zweizählig. Laubblätter schuppenförmig, am Zweige herablaufend, mit rückenständiger Harzdrüse. Knospen nackt. Blüten in der Regel einhäusig, am Ende verkürzter Laubzweiglein; Fruchtblätter in 2—3 Quirlen, von welchen gewöhnlich der obere unfruchtbar. Samen 2 oder 1 pro Fruchtblatt, unter sich frei. Etwa 20 Arten.

J. Sabina L. Sade- oder Sevenbaum, in den Hochtälern der Alpen, Pyrenäen und anderer Gebirge von Mittel- und Südeuropa,

im Kaukasus, Nordasien und Nordamerika (?). Im wilden Zustande meist nur niedriger Strauch, in der Kultur höher, zuweilen baumartig, mit dicken, buschigen Zweigen. Blätter klein, schuppenförmig und dekussiert, bald (namentlich an stärkeren Zweigen kultivierter Exemplare) mehr nadelförmig und zu 3 im Quirl. Beere etwas überhängend, eiförmig-kugelig, 6—8 mm im Durchmesser, schwarz, mit bläulichem Reif. Die Zweigenden (Summitates Sabinae) offizinell, als Abortivmittel gemißbraucht.

J. virginiana, häufig im östlichen Teile von Nordamerika, von der Hudsons-Bay bis Texas und Neu-Mexiko, in den westlichen Gebieten mehr vereinzelt, in Europa als Ziergehölz verbreitet, unterscheidet sich von *J. Sabina* hauptsächlich durch baumartigen, 15 m Höhe erreichenden Wuchs und etwas kleinere, mehr aufrechte Beeren von dunkel-purpurner Farbe unter dem bläulichen Reif.

Das Holz, „Zedernholz" des Handels, liefert Zigarrenkisten und Bleistiftfassungen.

Weiter: *J. phoenicea* L. in Südeuropa, dem Orient und wärmeren Nordasien, mit roten Beeren; *J. squamata* DON. vom Himalaya; *J. bermudiana* L. von den Bermudas-Inseln und Barbados; *J. mexicana* aus Mexiko, alle Arten mit dreizähligen Blattquirlen; *J. excelsa* WILLD. (inkl. *J. foetidissima* WILLD.) in Griechenland und dem Orient; *J. chinensis* L. (China, Japan); *J. religiosa* ROYLE (Himalaya) und *J. occidentalis* L. (nordwestliches Nordamerika) mit in der Regel paarig gekreuzten Blättern.

Wir wollen hier hauptsächlich

Juniperus communis L.

besprechen. Die Art ist in ganz Europa, Nordasien bis nach Nordchina, Nordamerika und Nordafrika heimisch und kommt in der Form *nana* viel auf Moorboden in alpinen Gegenden als niederliegender Strauch mit dichtstehenden Aesten vor, in typischer Ausbildung formt sie dichte, rasenbildende, kissenförmige Polster bis 12 m Durchmesser.

Die gewöhnliche Form ist einem jeden von unseren Heidefeldern her bekannt, sie kann da sogar Bäume bis 15 m Höhe bilden. Die Beerenzapfen sind zahlreich, einzeln, rundlich, 3—4mal kürzer als die Blätter, im reifen Zustande schwarzblau, bläulich bereift.

Die männlichen Blüten

bestehen aus Sporophyllen, welche eine schuppenförmige Spreite haben und an ihrer Unterseite 3—4 Mikrosporangien tragen. Im oberen Teile der Blüte sehen wir aber, sagt GOEBEL, „zwei Erscheinungen auftreten: 1) es wird die Sporophyllspreite reduziert; 2) es verringert sich die Zahl der Pollensäcke. Erstere Erscheinung ist biologisch leicht verständlich: im oberen Teile der Blütenknospe ist das zu schützende Areal viel kleiner als weiter unten, es wird hier der Schutz außerdem von den Spreiten der tiefer stehenden Staubblattanlagen mitübernommen. Die Ursache der Erscheinung ist, daß die Vorgänge, welche schließlich zur Einstellung des Wachstums der ganzen Blüte führen, nicht auf einmal, sondern allmählich eintreten, es handelt sich um eine Entwickelungshemmung;

Fig. 88, 1 zeigt eine der Entfaltung ganz nahe (mit fertigen Pollensäcken versehene) Blüte von oben. Die Sporophylle stehen in dreigliederigen Wirteln. Der zweite von oben (S_2) zeigt Sporophylle mit nur je 2 Pollensäcken, die deutlich seitlich am Staubblatt stehen, also denen von *Abies*, *Pinus* etc. gleichen, die Lamina (l) ist sehr reduziert. In dem Maße, wie sie breiter wird, tritt ein drittes oder viertes Sporangium hinzu. Es ergibt sich also, daß zwischen der Staubblattgestaltung der *Cupressineen* und *Abietineen* viel weniger Verschiedenheit besteht, als man zunächst annehmen würde. Die beiden Sporangien

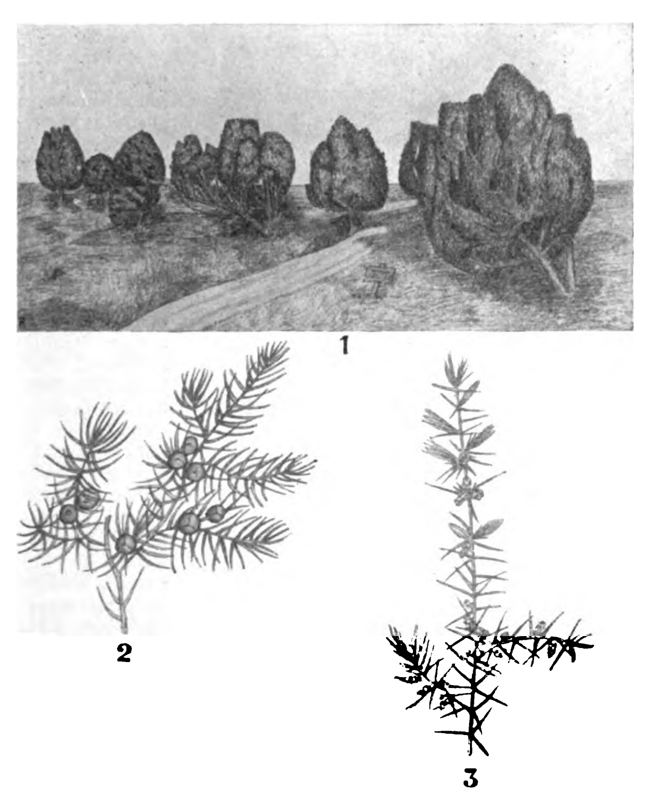


Fig. 87. Juniperus communis. 1 Habitus, nach einer von HALLIER auf der Lüneburger Heide aufgenommenen Photographie. 2 weiblicher, 3 männlicher Zweig. 2 u. 3 nach STRASBURGERS etc. Lehrbuch.

eines solchen Staubblattes findet man (offenbar im Zusammenhang mit der Reduktion der Spreite) zuweilen miteinander vereinigt."

„Weiter nach oben nun finden sich statt der Sporophylle am Ende der Blütenachse einzelne Sporangien (S_1 Fig. 88, 1). Kein Zweifel, daß sie aus einer Reduktion des Sporophylls hervorgegangen sind (wie schon die Uebergangsformen zeigen), aber diese Reduktion ist oft eine so gründliche, daß im wesentlichen nur ein Sporangium übrig bleibt. Die Entwickelungsgeschichte würde ohne Zweifel zeigen, daß das Sporophyll hier nicht ganz geschwunden ist, ihm gehört offenbar der untere, stielartige Teil des Sporangiums an, welchen man ohne Kenntnis der Ueber-

gangsformen wohl nur als Sporangienstiel betrachten würde. Ein solcher findet sich aber an den auf der Unterseite der Staubblätter sitzenden Mikrosporangien nicht. Der Nachweis der hier ohne alles Hypothesenwerk zu verfolgenden Tatsache, daß ein Sporophyll im wesentlichen auf ein Sporangium reduziert sein kann, scheint mir von erheblichem Interesse. Denn dadurch gewinnt auch für die unten zu besprechenden Makrosporophylle die Annahme einer weitgehenden Reduktion eine aus der Beobachtung, nicht aus der bloßen Vergleichung geschöpfte Grundlage, die freilich nur zu einem Analogieschluß reicht."

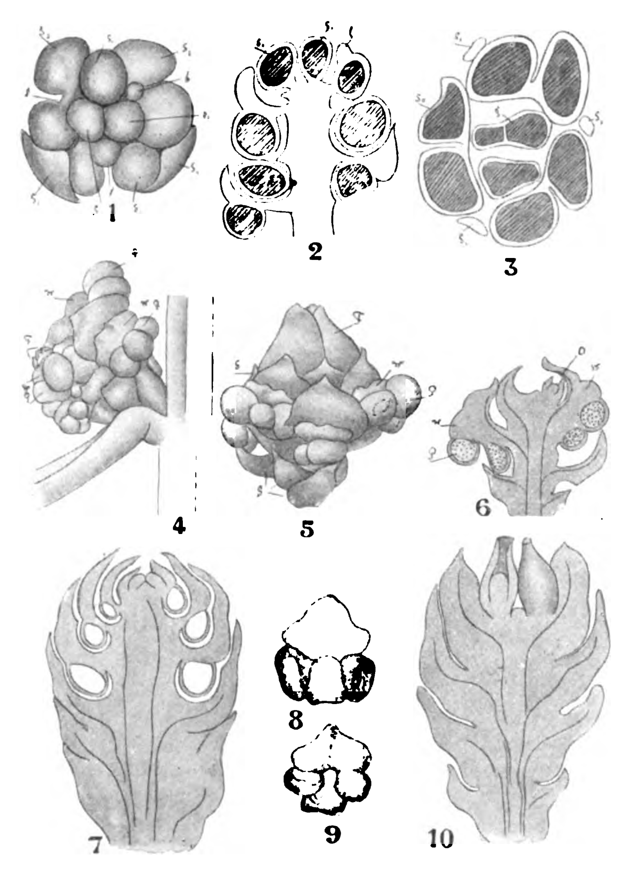


Fig. 88. Juniperus communis, nach GOEBEL, mit Ausnahme der Fig. 4—6, nach RENNERT. 1 Oberansicht der Spitze einer männlichen Blüte. Die obersten Staubblattwirtel (S_1) ersetzt durch 3 Sporangien. Der zweite Staubblattwirtel (S_2) zeigt an den Staubblättern je 2 Pollensäcke und die Andeutung einer Lamina (l), vom dritten Staubblattwirtel sind nur die Spitzen zweier Staubblätter (S_3) gezeichnet. Sie haben je 3 (nicht sichtbare) Pollensäcke. 2 Längsschnitt, 3 Querschnitt durch eine ähnliche männliche Blüte. 4 Unbestäubt gebliebene Zwitterblüten mit reifen Pollensäcken in der Achsel eines Stengelblattes. w Wulst am Staubblatt, p Pollensack, F Fruchtschuppe, s sterile Schuppe. 5 Bestäubte Blüte mit vergrößerten Fruchtschuppen, Buchstaben wie in Fig. 4. 6 Medianer Längsschnitt durch eine Blüte mit reifer Samenanlage (O) und unreifen Pollensäcken. 7 Längsschnitt durch einen Mikrostrobilus. 8, 9 Mikrosporophylle. 10 Längsschnitt durch einen Makrostrobilus.

Sehr interessant sind die von RENNERT in Flora, 1904, p. 297 bis 300 beschriebenen abnorm hermaphroditen Blüten (Fig. 88, 4—6) an einem Strauche auf einem Moor bei Seeshaupt am Starnberger See. Der große Strauch trägt fast ausschließlich hermaphrodite Blüten, die oberen Sporophylle sind Makro-, die unteren Mikrosporophylle, wie die Abbildungen deutlich zeigen. Mit Recht sagt RENNERT S. 300:

„Man könnte sich fast versucht fühlen, in der beschriebenen Mißbildung einen verspäteten tastenden Schritt auf dem Wege zu sehen, der in ferner Zeit zur Gestaltung des bei den höheren *Phanerogamen* konstant gewordenen Blütentypus geführt hat. Die Zwitterblüte des Wacholders ist ja, abgesehen von der Stellung der Samenanlagen,

geradezu das Idealschema einer hermaphroditen *Angiospermen*-Blüte, wenn man den untersten zweigliederigen Wirtel als Vorblattpaar, die nächsten sterilen Blattkreise als Andeutung einer Hülle nimmt und die Verwachsung der Karpelle als früher eintretend sich vorstellt. Ganz merkwürdig wird der Fall noch durch das Hinzutreten der Proterogynie (die Mikrosporophylle dieser hermaphroditen *Juniperus*-Blüten stäuben etwa 14 Tage später, als die Makrosporophylle von fremden Pollen bestäubt sind), in der wir bei den *Angiospermen* doch kaum einen ursprünglichen Entwickelungsmodus zu erblicken haben."

Schließlich mahnt RENNERT jedoch, mit der Ausdeutung teratologischer Erscheinungen sehr vorsichtig zu sein.

Die weiblichen Blüten.

Die Zäpfchen werden von 3 Fruchtschuppen gebildet, welche in einem dreigliederigen Wirtel unter dem nackten Achsenende der Blüte stehen. Diese entspringt als kleines Sprößchen aus einer Laubblattachsel. In der Achsel jeder Samenschuppe steht ein Makrosporangium, allein nicht vor ihrer Mitte, sondern an einer Seite, so daß die 3 Makrosporangien mit den Fruchtschuppen alternieren. Daraus hat neuerdings KUBART[1]) den Schluß gezogen, daß diese Makrosporangien umgebildete Blätter seien und die bis jetzt für Makrosporophylle gehaltenen Organe Arillarbildungen wie bei *Taxus*.

Mit Recht bemerkt dagegen MODRY „daß er sich recht gut vorstellen kann, daß die Blätter, welche die Wacholderbeere bilden, wirklich Fruchtblätter sind, die Samenanlagen aber eine seitliche Verschiebung erfahren". Eine solche seitliche Verschiebung hat er in der Tat bei *Thuja* nachweisen können.

Die Fruchtschuppen schwellen nach der Befruchtung an, werden, unter sich verwachsend, fleischig und bilden die Pulpa der blauen „Wacholderbeere", in welcher die reifen Samen eingeschlossen sind.

Wir wollen jetzt noch die

x-Generationen von *Juniperus*

besprechen, wobei ich mich an die letzte Beschreibung halte, nämlich: Miss ALICE M. OTTLEY, The Development of the gametophytes and fertilization in Juniperus communis and Juniperus virginiana, Bot. Gaz., XLVIII, 1909, p. 31, welche im allgemeinen die von NORÈN erhaltenen Resultate bestätigt.

Die ♂ x-Generation.

Die Mikrosporenmutterzellen waren bei *J. virginiana* schon am 28. März vorhanden, bei *J. communis* aber erst am 23. April differenziert. Das Material beider Arten entstammte der Nachbarschaft von Wellesley Mass. Die Mikrosporenmutterzellen (Fig. 89, 2) sind zunächst polygonal, werden von einer einzigen Schicht von Tapetenzellen umgeben und von einer zweischichtigen Mikrosporangiumwand.

Alsbald fängt die heterotypische Teilung an, und am 11. Mai wurden die Mikrosporen ausgestreut.

1) Sitz.-Ber. K. Akad. d. Wiss. Wien, Naturw.-math. Kl., 1906.

Die Mikrospore von *J. communis* keimt ebensowenig wie die von *J. virginiana* innerhalb der Anthere. Das auf die Spitze des Nucellus gelangte Pollenkorn hat also nur einen Kern. 15 Tage nach der Bestäubung teilt sie sich, also nach dem gewöhnlichen *Cupressineen*-Typus (Fig. 89, 5). Sofort danach bildet sich der Schlauch und dringt in den Nucellus ein, in welchem er jedoch am 26. Juni nur eine sehr kurze Strecke vorwärts gewachsen ist (Fig. 89, 7). Der Pollenschlauchnucleus von *J. communis* wandert in den Pollenschlauch ein, erreicht dessen Spitze aber erst im nächsten Frühjahr, während er bei *J. virginiana* diese sofort erreicht. Bei dieser Art findet denn auch

Fig. 89. Juniperus-Pollen und Keimung desselben, nach Miss OTTLEY. 1, 2, 3, 4, 7, 9, 10 Juniperus communis, die übrigen Figuren J. virginiana. 1 Längsschnitt eines Mikrostrobilus. 2 Mikrosporangium mit Mikrosporenmutterzellen, Tapetum und Wand. 3 Reife Mikrospore. 4 Eine Mikrospore (einem bestäubten Nucellus entnommen) in der Prophase der ersten Teilung. 5 Die erste Teilung beendet, etwa 14 Tage nach der Bestäubung. 6 Die Nucellarspitze, die Zerstörung der Zellen unter der Mikrospore zeigend. 7 Pollenschlauch eben eingedrungen. 8 Oberer Teil des Pollenschlauches, die Stielzelle und die Körperzelle zeigend. 9 Junger Pollenschlauch.

die Befruchtung schon im frühen Sommer desselben Jahres statt. Bei *J. communis* teilt sich im nächsten Frühjahr die generative Zelle in Stielzelle und Körperzelle. Die Teilung war am 8. Mai, also gerade ein Jahr nach der Bestäubung vollendet (Fig. 89, 7 und Fig. 90, 10). Beide Zellen begeben sich bald nach der Spitze des Schlauches. Anfangs sind sie einander gleich, bald aber löst sich das Plasma der Stielzelle, und es bleibt nur deren Nucleus übrig. Erst nachdem der Stielzellkern die Körperzelle passiert hat, wird der Kern der letzteren größer als der Stielzellkern oder Pollenschlauchkern (Fig. 90, 12).

Das Ende des Schlauches dringt bis an das weibliche Prothallium vor und verbreitert sich über dem Archegonkomplex (Fig. 90, 14), und gerade vor der Befruchtung teilt sich die Körperzelle in 2 gleichgroße Spermazellen, wie bei den *Cupressineen* üblich; beide funktionieren auch wohl hier.

Die weibliche x-Generation.

Am 28. März waren die ♀ Blüten erschienen, enthielten aber noch keine Ovula, die ersten Entwickelungsstadien derselben zeigten sich erst am 1. Mai. In der Regel stehen 3 Ovula in derselben Horizontalebene

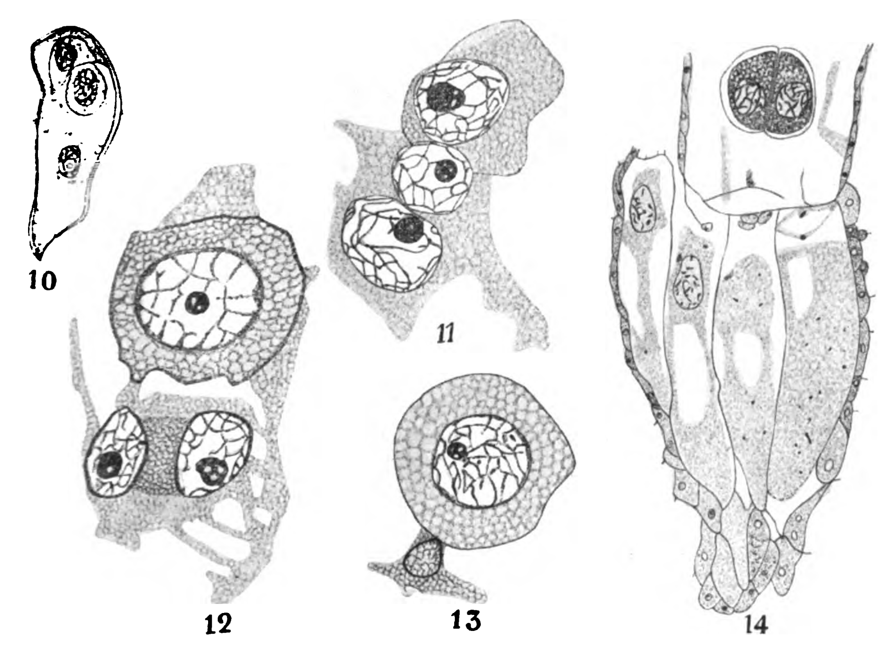


Fig. 90 Juniperus, Keimung des Pollens und Bildung der Spermazellen, nach Miss OTTLEY. 11 J. virginiana, alle anderen Figuren J. communis. 10 Pollenschlauch, von oben nach unten: Stielzelle, Körperzelle und Schlauchkern. 11 Teil des Pollenschlauchinhaltes, von oben nach unten: Körperzelle, Stielkern, Schlauchkern. 12 Aelteres Stadium, oben die Körperzelle, unten Schlauch- und Stielkern. 13 Die Körperzelle gerade vor der Teilung. 14 Der bis zu den Archegonen vorgedrungene Pollenschlauch zeigt die geteilte Körperzelle.

an der Spitze des Kegels. Das Integument erscheint als Ringwall um die Basis des Nucellus und hatte sich am 8. Mai bis über dessen Spitze verlängert. Die Mikropyle ist weit und tief, keine Pollenkammer ist vor der Bestäubung vorhanden. Zur Zeit der Bestäubung scheidet jedes Ovulum einen Tropfen Flüssigkeit aus, der wohl den Pollen hineinzieht. Die Mikropyle wird danach geschlossen durch die schnelle Verlängerung der inneren Zellenschicht des Integumentes.

Bald erscheinen im unteren Teile des Nucellus mehrere schwach tingierbare Zellen, das sogenannte schwammige Gewebe STRASBURGERS (Fig. 91, 15, 17). Eine der Zellen dieses Gewebes wird im nächsten Frühjahre zur Sporenmutterzelle (Fig. 91, 18), es tritt jetzt überhaupt

eine sehr lange Pause ein, indem bei *J. communis* gegen den 11. Mai die Ovula aufhören zu wachsen und dieselbe Größe behalten bis zum nächsten Frühjahr. Bei *J. virginiana* aber wachsen die Ovula weiter, die Makrosporenmutterzelle wird differenziert, die ♀ x-Generation gebildet, und Befruchtung findet noch im Juni oder Anfang Juli desselben Jahres statt, in welchem die Bestäubung eintrat. SLUDSKY (Ueber die Entwickelungsgeschichte des Juniperus communis, Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. XXIII, 1905, S. 335—346) hatte auch bei *J. communis*, entgegen der Angabe NORÈNS, Befruchtung im Jahre der Bestäubung angegeben. CHAMBERLAIN hat in der Besprechung der Arbeit NORÈNS in der Bot.

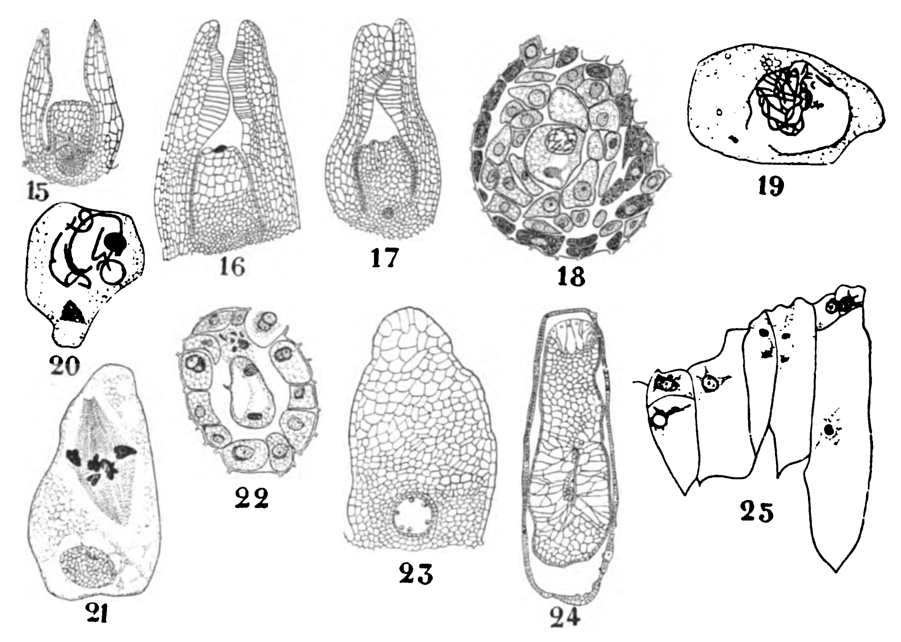


Fig. 91. Juniperus, Ovulum-, Makrospore- und Prothalliumentwickelung, nach Miss OTTLEY. 16 J. virginiana, alle anderen J. communis. 15 Längsschnitt eines jungen Ovulums. 16 Idem, eine bisweilen vorkommende Verschlußart der Mikrophyle zeigend. 17 Ein Ovulum im Winterstadium, den gewöhnlich vorkommenden Verschluß zeigend. 18 Makrosporenmutterzelle in der Prophase, umgeben vom Schwammgewebe. 19—21 Verschiedene Stadien in der Teilung der Makrosporenmutterzelle. 22 Erstes Keimungsstadium der Makrospore. 23 Weiteres Keimungsstadium der Makrospore, fast ein Jahr nach der Bestäubung. 24 Prothallium mit Archegonkomplex am mikropylaren Ende. 25 Verschiedene Entwickelungsstadien der Archegonien in einem Komplex.

Gaz., XLVI, 1908, p. 237, die Vermutung ausgesprochen, daß SLUDSKY sich in der Schätzung des Alters der betreffenden Blüten geirrt habe; dies kommt aber Miss OTTLEY sehr unwahrscheinlich vor, weshalb sie die Vermutung äußert, SLUDSKY habe eine andere Art als *J. communis* untersucht, bei welcher, so wie bei *J. virginiana*, die Befruchtung noch im selben Jahre der Bestäubung stattfinde. Da SLUDSKY, der in Moskau arbeitete, nicht angibt, woher er sein Material hatte, läßt sich nichts Bestimmtes darüber sagen.

Bei *J. communis* fingen die Ovula Anfang April des Jahres nach der Bestäubung wieder zu wachsen an. Am 14. April war die Makrosporenmutterzelle da und teilte sich 3 Tage später. Sie bildet eine

Reihe von 3 Makrosporen, die basale Zelle dieser Reihe allein entwickelt sich weiter. Sofort nach der ersten Teilung des Makrosporenkernes nehmen die beiden Tochterkerne Stellung an den entgegengesetzten Polen des Embryosackes (Fig. 91, 22). Die Zellen, welche die Makrospore umhüllen, sind groß, meistens binukleär und ähneln dem von COKER bei *Taxodium* beschriebenen Tapetum.

Zunächst findet freie Kernvermehrung statt (Fig. 91, 23), gefolgt durch Bildung des Prothalliums nach dem Typus, den Frl. SOKOLOWA beschrieben hat, jedoch werden hier schon Querwände gebildet, bevor die zentrale Vakuole ganz geschwunden ist.

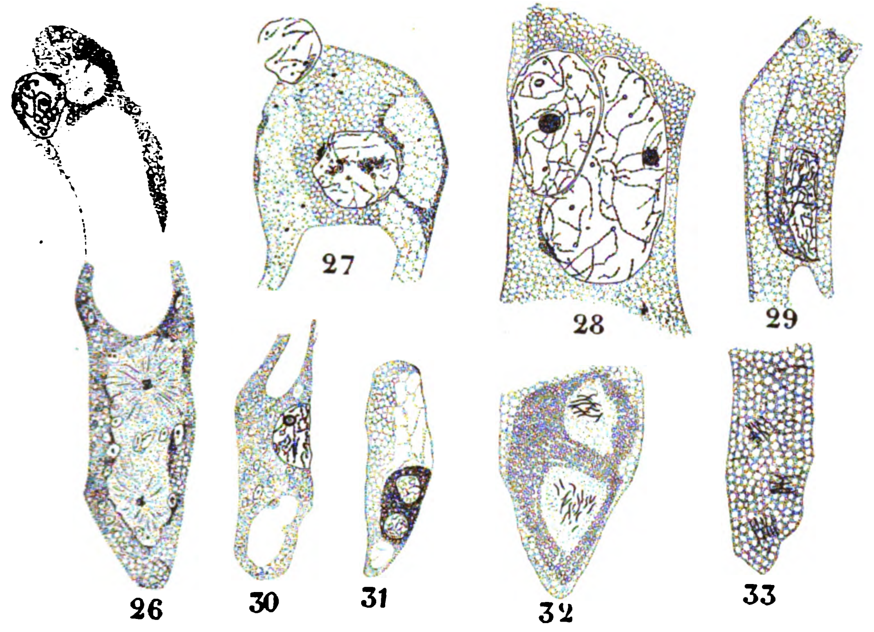


Fig. 92. **Juniperus communis**, Eibildung und Befruchtung, nach Miss OTTLEY. 26 Längsschnitt zur Zeit der Teilung der Zentralzelle, der Kern der Zentralzelle, oben links in der Prophase, daneben strahliges Plasma, unten die große Vakuole und unter dieser 2 Strahlungszentren, welche ebensowenig wie das obere Strahlungszentrum, mit der Teilung der Zentralzelle direkt zu tun haben, aber zu keiner Zeit so deutlich sind wie zu dieser. 27 Oberer Teil eines Archegons gerade vor der Befruchtung, oben links der Bauchkanalkern, in der Mitte der Eikern. 28 Konjugation von Spermakern (links) und Eikern (rechts). 29 Idem, der Spermakern oben, der Eikern unten. 30 Der Zygotekern. 31—33 Teilungen in der Zygote zur Bildung des Embryos.

Im oberen Ende des Prothalliums teilen einige Zellen sich nicht in die Quere, sondern bleiben lang und schmal. Es sind dies die Archegoninitialen (Fig. 91, 24). Ende Mai oder Anfang Juni teilen sich ihre Kerne und bilden so die Mutterzelle der Halszellen und die Zentralzelle (Fig. 91, 25). Die Zentralzelle bleibt bis kurz vor der Befruchtung ungeteilt, dann teilt sich ihr Kern, eine eigentliche Bauchkanalzelle wird aber ebensowenig wie bei den übrigen *Cupressineen* gebildet. Das Archegon bildet 4 Halszellen.

Befruchtung findet ungefähr Mitte Juni (17., 20., 21. Juni 1905) in Amerika, etwa Mitte Juli (NORÈN) in Schweden statt, und der Zygotekern begibt sich nach der Basis des Eies, wo 3 Mitosen 8 freie Kerne formen (Fig. 92, 31—33), die sich in zwei Etagen anordnen. Dann er-

scheinen Wände, und die obere Etage teilt sich und bildet Rosette und Suspensor in üblicher Weise, während die untere den Embryo bildet.

Nach der Befruchtung verschmelzen die 3 Sporophylle und bilden die beerenartige Frucht, welche meistens nur 1 oder 2 Samen enthält, durch Abort der übrigen Anlagen.

Unter dem Namen *Juniperus communis* var. *nana* LAND. lusus *gymnosperma* hat SCHRÖTER in den Berichten der Schweiz. Bot. Ges. XIII, 1903, eine Form mit offenen Fruchtschuppen beschrieben, bei welcher also auch im reifen Zustande die Samen sichtbar sind.

Wir haben damit die Behandlung der *Florales* unter den *Coniferen* besprochen; ihr Ursprung liegt zweifellos weit zurück, und wir wollen jetzt mit den

Inflorescentialen

anfangen, welche wohl in den *Cordaitalen* wurzeln. Die Gruppe der *Inflorescentialen* kann in die 2 Untergruppen der *Taxales* und der *Abietales* zerlegt werden. Erstere ist durch fleischige, mehr oder weniger *Cycadeen*-artige Samen, letztere durch Samenbildung in kegelartigen Infloreszenzen charakterisiert.

Fünfte Vorlesung.

Die Taxineae.

Fangen wir an mit der Besprechung der

Taxales.

Diese umfassen 3 Genera *Taxus, Torreya* und *Cephalotaxus*. Wie wir früher schon auseinandersetzten, lassen sich diese an die *Cordaiten* anschließen, welcher Gruppe

Torreya

wohl am nächsten steht. Mit dieser Gattung wollen wir also unsere Besprechungen anfangen.

Das Genus enthält nach PILGER 4 Arten, von denen 2 in Japan und China (*T. nucifera* und *T. Fargesii*) und 2 in Nordamerika, nämlich *T. taxifolia* in Florida und *T. californica* in Kalifornien. Von BEISSNER aber wird noch *Torreya grandis* als gute Art betrachtet, welche PILGER als Varietät der *T. nucifera* zurechnet, während dieser *T. Fargesii* als Synonym der *T. nucifera* betrachtet. Geschmackssache!

Während das Genus also jetzt etwa 4 Arten von beschränkter Verbreitung, resp. in Japan, China, Florida und Kalifornien zählt, war es in der Kreide (cretaceous times) viel weiter verbreitet, von damals ist es schon aus Grönland, Frankreich, Böhmen etc. bekannt. Es ist also offenbar ein altes Genus, und folglich ist zu erwarten, daß es primitive Charaktere zeigt.

OLIVER meint diese in der Frucht gefunden zu haben.

Er setzt im New-Phytologist 1902 auseinander, wie vorwiegend zwei Typen paläozoischer Samen bekannt sind.

Der eine Typus ist in der Weise der *Cycadeen* gebaut. Solche Samen sind aufrecht, der obere Teil des Nucellus ist umgebildet zu einer Pollenkammer, während das Integument, welches öfters eine äußere Sarcotesta trägt, über die ganze Länge des Prothalliums mit dem Nucellus verwachsen ist. Mit anderen Worten, es sind bloß Pollenkammer und die mikropyläre Region des Integumentes frei.

Bei einem anderen Typus, wozu *Stephanospermum akenoides* Brogn. gehört, sind Nucellus und Integument über die ganze Länge von der Chalaza an frei. Dieser Typus ist der primitivere, und der verwachsene *Cycadeen*-Typus ist nach Olivers Meinung davon abgeleitet durch die Einschiebung einer bedeutenden basalen (phylogenetisch jüngeren) Region, in welcher das Prothallium Platz findet.

Es gibt also den *Stephanospermum*-Typus mit einem freien oder „oberständigen" Nucellus und den *Cycadeen*-Typus mit verwachsenem Integument und halbunterständigem Nucellus. *Torreya* gehört nun dem letzteren Typus an, ist aber in bezug auf seine Gefäßbündelverteilung noch sehr abweichend.

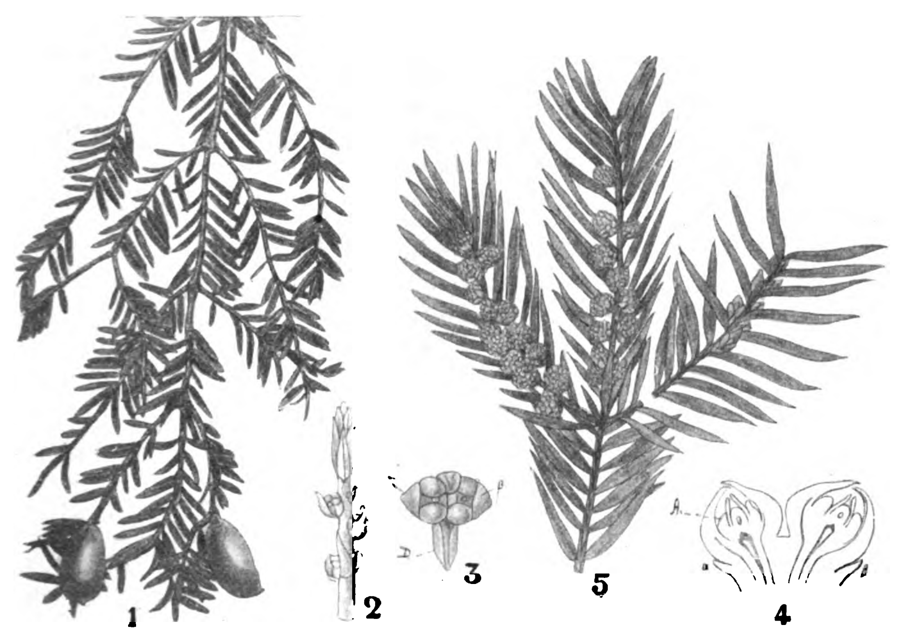


Fig. 93. Torreya nucifera (L.) S. u. Z. 1 Weiblicher Zweig mit reifen! Samen nach einem in Kew kultiviertem Exemplare. 2 Weiblicher Blütenzweig. 3 Ein einzelnes Blütenpaar daraus, mit dem Deckblatt D, und die Vorblätter α, β, und noch ein nach rückwärts stehendes Blatt der zwischen beiden Blüten befindlichen Achse. 4 Längsschnitt von 3, geführt durch α, β. Ar Arillus. 2 nach Eichler, 3 nach A. Braun, 4 nach Strasburger. 5 Torreya taxifolia, nach Hooker, Zweig links und in der Mitte männlich, rechts weiblich blühend.

Oliver meint, diese aber auch vom *Cycadeen*-Typus ableiten zu können. Bei den *Cycadeen* findet sich an der Basis des Nucellus eine Tracheenplatte, welche Gefäßbündel an den Nucellus abgibt. Diese Platte, sowie die Nucellarbündel fehlen bei *Torreya*. Bei *Torreya* gibt es aber an der Grenze des freien Teiles des Nucellus einen Gefäßbündelring, welcher nun nach Olivers Meinung der Tracheenplatte an der Basis des Nucellus der *Cycadeen* homolog ist. Die Chalaza würde also hier durch interkalares Wachstum einer eingeschobenen Zone weit nach oben gerückt sein.

Um dies plausibel zu machen, müssen aber hypothetische Zwischenstadien angenommen werden, worüber in Olivers Artikel, Ann. of Bot. XVII, 1903, nachzulesen ist.

Wie wir sahen, gibt es bei den *Cycadeen* Gefäßbündel im Nucellus, bei gewissen paläozoischen Samen statt der Gefäßbündel einen ununterbrochenen Tracheenmantel. OLIVER meint, daß die Tracheen dazu dienten, der Pollenkammer die für die Spermatozoen nötige Flüssigkeit zuzuführen. Da *Torreya* siphonogam ist, ist dies natürlich nicht mehr nötig, und daher fehlen die Nucellarbündel.

Um das Prothallium herum befindet sich im Nucellus bei *Torreya* eine Schicht von Zellen, welche aus dickwandigen, getüpfelten, schleimigen Elementen besteht und die wohl dem Prothallium die von dem grünen Integument bereitete Nahrung zuführt. OLIVER meint nun, in dieser Schicht einen Rest des ehemaligen nucellaren Tracheenmantels der paläozoischen Samen erblicken zu dürfen.

Daß in diesen Anschauungen recht viel Hypothetisches steckt, ist unverkennbar, und mir scheint die Uebereinstimmung in der Samenstruktur von *Torreya* und den *Cycadeen*, wenn auch im gröberen Bau unzweifelhaft, im Detail noch sehr fraglich. In anderen Hinsichten ist gar keine oder doch auch nur eine fragliche Uebereinstimmung vorhanden. Wir können darüber wohl am besten bei der Besprechung der einzelnen Arten reden.

Fangen wir also mit

Torreya californica

an. Dies ist ein Baum von 10—15, ja bis sogar 30 m Höhe, mit pyramidaler, später mehr rundlicher Krone. Er hat seiner der Muskatnuß einigermaßen ähnlichen Samen wegen den Namen: „Californian Nutmeg“ erhalten, ein Name, der auch in einem der lateinischen Synonyme: *Torreya Myristica*, ausgedrückt ist.

Der Baum kommt in Kalifornien, in der Sierra Nevada an feuchten Stellen in der Nähe der Ströme vor und steigt an den westlichen Abhängen bis zu 1500 m überm Meere hinauf.

Der Stamm ist mit einer graubraunen Rinde bekleidet. Die Aeste stehen quirlförmig ab, die Zweige sind fast zweizeilig. Die Blätter sind lederartig, steif, stehen fast zweizeilig ab, sind lineal-lanzettlich, scharf zugespitzt, haben einen sehr kurzen gedrehten Stiel und sind meistens gerade, selten sichelförmig wie bei den anderen Arten, oben konvex, dunkelgrün, etwas glänzend oder mattgrün, unten beiderseits des nicht vortretenden Längsnerven mit schmalen bläulichen Linien gezeichnet. An jungen Pflanzen sind sie 5—6 cm lang, 3—3½ mm breit, an älteren kürzer. Die männlichen Kätzchen sind fast sitzend, länglich, von häutigen Schuppen umgeben. Die Frucht ist groß, 28—40 mm lang, 20 mm breit, oben kurz stachelspitzig. Der Baum läßt sich in Mitteleuropa nur an geschützten Stellen kultivieren.

Ein schönes Exemplar findet sich im Garten des Marquis of Huntly in Orton Longueville in der Nähe von Peterborough, und Material von diesem Baume setzte Miss AGNES ROBERTSON in die Lage, ihre Aufsätze „Spore formation in Torreya californica“ und „The sexual organs and fertilization“ in dem New Phytologist 1904 zu publizieren, während Miss CHICK (jetzt Mrs. TANSLEY) die Struktur der Keimpflanze im New Phytologist, II, 1903, p. 83 beschrieb.

Die Keimpflanze.

Auch diese entstammte dem Sitze des Marquis of Huntly. Aeußerlich erinnert sie an *Gingko* durch die hypogäen, dicken, fleischigen

Kotyledonen, welche nur geringe Aehnlichkeit mit Blättern haben. Die Petioli der Kotyledonen sind lang und größtenteils außerhalb des Samens; innerhalb desselben ist die Grenze von Lamina und Petiolus schwer zu bestimmen, die lebhaft grünen Kotyledonen aber sind in dem weißen ruminiertem Endosperm, aus welchem der harte, schwarze Nucellus überall vorragt, sehr in die Augen fallend.

Die Kotyledonen (Fig. 94, 1), von denen einer kürzer ist als der andere, zeigen eine gewisse Neigung, miteinander zu verwachsen, sowie die Andeutung einer Lappenbildung, Charaktere, welche sich bei den *Cycadeen* und *Gingko* wiederfinden. Jedoch ist bei anderen Samen mit ruminiertem Endosperm, wie bei Palmen und *Myristica*, Lappenbildung sehr häufig, so daß man darauf nur wenig Gewicht für phylogenetische Betrachtungen legen kann. Im Kotyledon ist zentripetales Holz vorhanden, was aber bei vielen *Coniferen* vorkommt, auch zwei hypogäe Kotyledonen kommen bei anderen *Coniferen*, z. B. bei der Fig. 94, 2 abgebildeten *Araucaria brasiliensis*, vor, während die Andeutung einer Lappenbildung gar nichts mit *Gingko* und den *Cycadeen* zu tun hat erstens, weil bei *Gingko* und den *Cycadeen*, die gelappte Laubblätter haben, diese Lappigkeit mit der Verzweigung der Laubblätter korrelativ verbunden sein kann, zweitens weil sie bei *Taxus* eine erste Andeutung einer Aufspaltung der 2 Kotyledonen in mehrere sein mag. *Taxeae, Podocarpeae* und viele *Cupressineae* haben nämlich 2 Kotyledonen[1]), während die *Abietineae* tri- bis polykotyl sind, welche Polykotylie nach der Auffassung von Hill und de Fraine durch Spaltung aus der Dikotylie entstanden ist.

Sehr viel mehr, als daß die Keimpflanze verhältnismäßig primitiv ist, läßt sich also nicht sagen.

Die männlichen Blüten.

Das Exemplar von *T. californica* zu Orton Longueville trägt sowohl männliche wie weibliche Blüten, und zwar erklärt der Hauptgärtner dort, daß die weiblichen Blüten mehrere Jahre hindurch an der Nordseite am häufigsten waren, während an der Südseite wenigstens viermal so viel männliche als weibliche Blüten vorhanden sind.

Die männlichen Blüten erscheinen als kleine Knospen in den Achseln der Blätter diesjähriger Zweige, bleiben aber lange schlafend. So hatten sich z. B. auf einem im Sommer 1904 abgeschnittenen mehrjährigen Zweige keine männlichen Blüten 1904, 1903 oder 1902 gebildet, während hingegen der 1901 gewachsene Teil eine ganze Menge von Blüten trug. Auf einem anderen Zweige wurden reife Blüten auf dem 1903 und 1902 gebildeten Holze entwickelt. An der Basis der männlichen Blüte finden sich eine wechselnde Zahl dekussierter Brakteenpaare.

Während des Winters, der der Oeffnung der Blüte vorangeht, ist die junge Blüte ganz in die Brakteen eingeschlossen (Fig. 94, 3), und erst im nächsten Frühjahr trennen sich die Brakteen an der Spitze und entblößen die Sporophylle (Fig. 94, 4—6). Längs- und Querschnitt eines jungen Sporophylls zeigen die Figg. 94, 20 und 21. Ein sehr großer Harz-

1) Nämlich Juniperus, Cupressus obtusa, C. Lawsoniana, C. pisifera, Thuja, Actinostrobus, Callitris, Widdringtonia und Sequoia sempervirens (außerdem Sciadopitys); hingegen haben 2—3 Libocedrus decurrens (außerdem Cryptomeria japonica); 3—4 Cupressus macrocarpa und Sequoia gigantea; 3—5 Cupressus torulosa.

kanal verläuft durch seine ganze Länge. Normal kommen 4 Sporangien an der Unterseite eines jeden Sporophylls vor (Fig. 94, 8), an der Spitze der Blüte herrscht jedoch in dieser Hinsicht einige Unregelmäßigkeit (Fig. 94, 12—19), und bisweilen findet sich auch sonst ein abnormes Sporophyll. Nicht ungewöhnlich ist der Fall, in welchem die Achse mit einem radiär-symmetrischen Sporophyll, das in peltater Weise 4 Mikrosporangien trägt, endet, während gleich darunter 4 Sporophylle zu je 3 Sporangien kommen (Fig. 94, 13); von 8 willkürlich genommenen Blüten zeigten 2 diese Anordnung; in je einem Falle trug das terminale

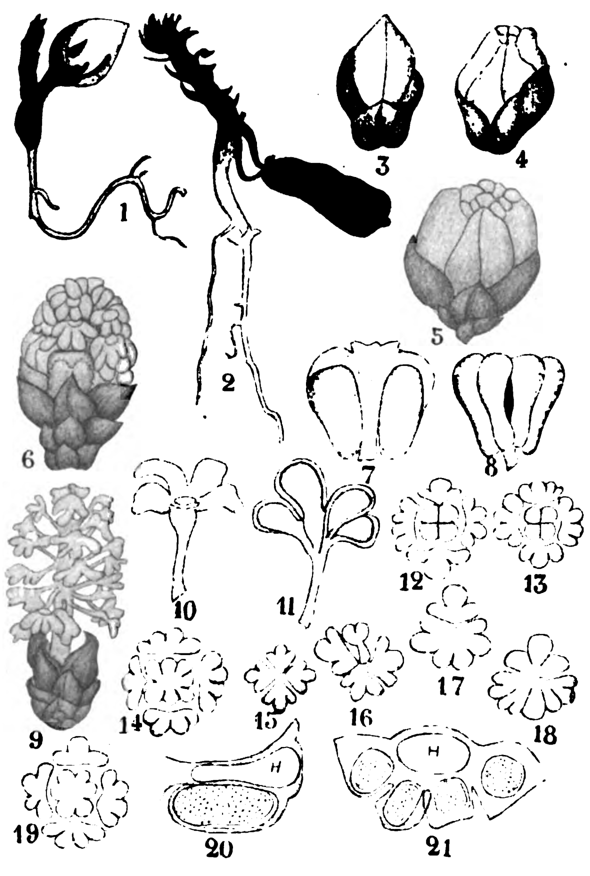


Fig. 94. Torreya californica. 1 Ein 16 Monate alter Keimling von Kew, nach Miss CHICK. 2 Araucaria brasiliensis, nach HILL und DE FRAINE. 3—21 Torreya californica, nach Miss ROBERTSON. 3 Mikrostrobilus im Winterzustand, eingeschlossen in seinen Brakteen. 4, 5, 6 Entfaltung des Mikrostrobilus. 7, 8 Dorsale und ventrale Ansicht eines Mikrosporophylls mit 4 Pollensäcken. 9 Mikrostrobilus, nach dem Ausstreuen des Pollens. 10, 11 Mikrosporophylle nach dem Ausstreuen ihres Pollens. Die Mikrosporangien haben sich mittels Spalten an ihren Unterseiten geöffnet, und das ganze Sporophyll, sowie die Sporangien sind sehr geschrumpft. 12—19 Diagramme der Spitzen von 8 verschiedenen Mikrostrobilis, von oben gesehen, um die verschiedene Anordnung der Sporophylle an der Strobilusspitze zu zeigen. 20 Longitudinaler Längsschnitt eines jungen Mikrosporophylls, oberhalb des Mikrosporangiums der große Harzkanal (H). 21 Querschnitt eines solchen.

Sporophyll 6 und 7 Sporangien (Fig. 94, 19, 14), während die 4 übrigen kein terminales Sporophyll hatten (Fig. 94, 15—18). In zwei von diesen war die Spitze von 4 Sporophyllen mit je 3 Sporangien umgeben (Fig. 94, 15), während bei zwei anderen nur ein solches Sporophyll vorhanden war, indem die übrigen Sporophylle dieses Wirtels zu einem Sporophyll verwachsen waren, welches das eine Mal 6, das andere Mal 7 Sporangien trug (Fig. 94, 17, 18).

Zum Ausstreuen der Sporen verlängert sich die Blütenachse zumal zwischen den höchsten Brakteen und den untersten Sporophyllen, wodurch der fertile Teil der Blüte über den Brakteennapf heraufgehoben wird (Fig. 94, 9).

Die 4 Pollensäcke, welche anfangs radial lagen und dem Sporophyllstiel dicht angedrückt waren, drehen sich jetzt um 90° oder mehr und kommen in bezug auf die Blüte tangential und rechteckig auf die Sporophyllstiele zu liegen. Sie öffnen sich durch eine Spalte an der Unterseite (Fig. 94, 10, 11). Die Sporangienwand wird durch rippenartige Verdickungen verstärkt (Fig. 95, 1, 2).

Die Blüten überwintern im Stadium der Sporenmutterzellen, das schon im November angefangen hat (Fig. 95, 3). Ende März fangen

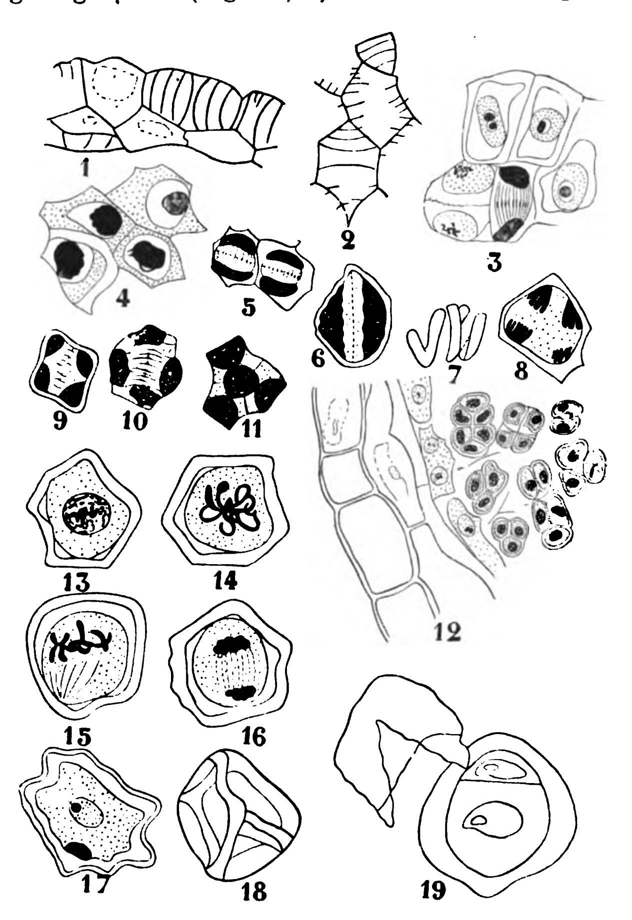


Fig. 95. Torreya californica, nach Miss ROBERTSON. 1, 2 Transversale und tangentiale Ansicht der Wand eines reifen Mikrosporangiums, die Rippenbildung in der äußeren Wandschicht zeigend. 3 Pollenmutterzellen im Zustande der Winterruhe. 4 Pollenmutterzellen in Synapsis (19. März 1902). 5—11 Tetradenteilung der Pollenmutterzellen (8. April 1902). 7 Drei Chromosomen von der Polaransicht einer der beiden Tochterkerne, bei der Reduktionsteilung entstanden. 12 Teil eines Mikrosporangiums, mit den Mikrosporen noch in Tetraden, Doppeltetraden oder Paaren zusammenhängend. 13—17 Verschiedene Stadien in der Teilung des Mikrosporenkernes, wodurch generativer Kern und Schlauchkern entstehen; in Fig. 17 ist die Teilung vollendet. 18 Reife Mikrospore in Luft betrachtet, die triradiate Rippenbildung zeigend. 19 Reifer Pollen, nach dem Abwerfen der Exine mit geschwollener Intine.

die Sporenmutterzellen an sich zu vergrößern, und die Kerne sind im Synapsisstadium als Vorbereitung zur Reduktionsteilung (Fig. 95, 4). Das Chromatin hat sich in diesem Stadium zu einer tief färbbaren Kugel an der einen Seite des Nucleus zusammengeballt, und da dies in allen Zellen simultan geschieht, bieten Schnitte auf diesem Stadium ein sehr eigentümliches Bild. Etwa 3 Wochen später findet die Tetradenbildung statt (Fig. 95, 5—11). Die Zahl der Chromosomen konnte nicht festgestellt werden, jedoch war der Kontrast zwischen den dicken, V-förmigen Chromosomen der heterotypischen Teilung und den längeren, schmäleren Chromosomen der folgenden homotypischen in einigen Fällen sehr deutlich (Fig. 95, 7, 8).

Am 28. April waren die Pollenzellen fast alle frei, die Tetraden also auseinandergefallen, sie haben dann e i n e n Kern (Fig. 95, 12).

Die weiblichen Blüten.

Die Ovula von *Torreya californica* stehen auf den diesjährigen Sprossen, zumal in deren unterem Teile.

In der Achsel eines Laubblattes befindet sich ein außerordentlich kurzes Sprößchen, das links und rechts je eine Braktee B und B' (Fig. 96, 3—6) trägt.

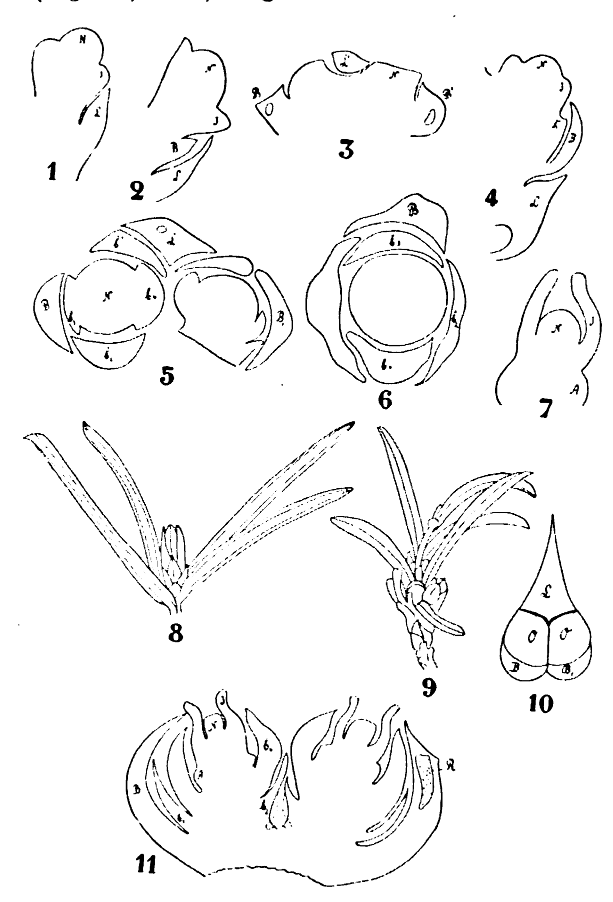


Fig. 96. Torreya californica, nach Miss ROBERTSON. Die Buchstaben bedeuten in allen Figuren: N Nucellus; I Integument; L Blatt, in deren Achsel die Ovula (O) stehen; B, B' Brakteen, in deren Achseln Blüten stehen; b_1 und b_2 das untere Paar der Brakteen an der Basis der Ovula; b_3 und b_4 das obere Paar derselben; R Harzkanal; A Arillus. 1 Längsschnitt eines Ovulums im Winter. 2 Längsschnitt eines solchen am 4. März 1902. 3 Querschnitt eines Ovulumpaares am 4. März 1902. 4 Längsschnitt eines Ovulums am 19. März 1902. 5 Querschnitt eines Ovulumpaares am 8. April 1902. 6 Querschnitt eines Ovulums am 28. April 1902. 7 Längsschnitt eines solchen, ohne die Brakteen. 8 Fertile terminale Knospe (8. Mai 1902), welche im laufenden Jahre einen Laubsproß bilden würde, umgeben von vierjährigen Blättern. 9 Terminaler fertiler Sproß (9. Juni 1902) mit einem Paar Ovula (unten rechts) in der Achsel eines der unteren Blätter. 10 Ein Paar Ovula mit dem Deckblatte, der Knospe der Fig. 8 entnommen. 11 Längsschnitt eines Paares Ovula, wie die der Fig. 10. Die Stelle des Vegetationspunktes ist durch eine gebrochene Linie angegeben.

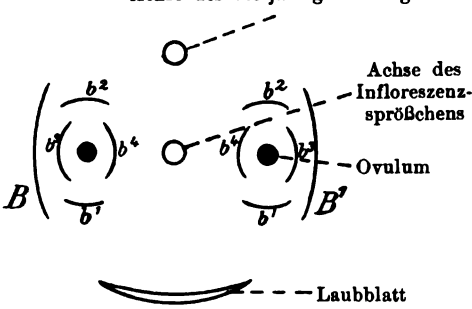
In der Achsel einer jeden Braktee steht ein gestieltes Ovulum, mit zwei Brakteenpaaren darunter. Das erste Paar b_1 und b_2 steht in einer Ebene senkrecht zu der, in welcher B und B' liegen, während das zweite Paar b_3 und b_4 in derselben Ebene wie B' und B liegen.

b^3 b^4 b^4 b^3 B B'

Das Sprößchen ist demnach eine Infloreszenz mit zwei weiblichen Blüten, wie das Diagramm angibt, in welchem natürlich die Brakteenpaare b_1 und b_2 nicht sichtbar sind.

In Projektion erhalten wir:





Zwischen den Ovulis endet die Infloreszenzachse in einem rudimentären Vegetationspunkt, der bisweilen, abnorm, sich in ein drittes Ovulum umwandelt oder eine Extrabraktee produziert.

Schnitte am 1. Dezember, durch eine solche Infloreszenz geführt, zeigten schon die Anlage von Nucellus und Integument (Fig. 96, 1). Im Winter werden wenig Fortschritte gemacht, aber am 4. März waren die beiden Brakteen B und B' schon sichtbar (Fig. 96, 2, 3).

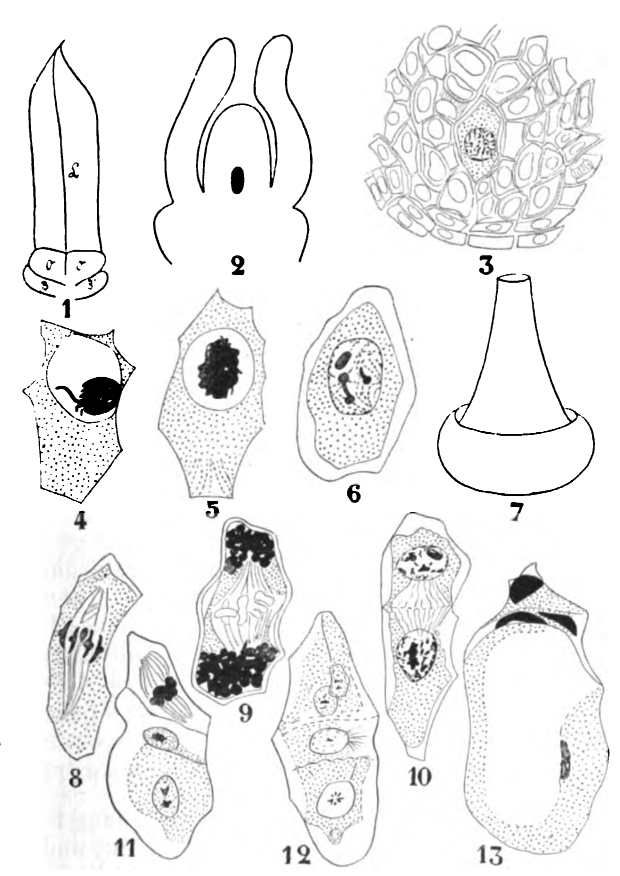


Fig. 97. Torreya californica, nach Miss ROBERTSON. 1 Ovulapaar mit Deckblatt. 2 Längsschnitt des Ovulums mit Makrosporenmutterzelle (21. Mai 1902). 3 Makrosporenmutterzelle mit umgebendem Gewebe (17. Mai 1902). 4, 5 Embryosackmutterzelle mit Kern in Synapsis. 6 Der Kern in der Prophase. 7 Ovulum, nach der Entfernung der Brakteen (24. Juni 1902). Der Arillus umgibt die Basis des kegelförmigen Integumentes, dessen Spitze infolge der dort vorhandenen mikropylären Oeffnung abgestutzt ist. 8—12 Teilung der Makrosporenmutterzelle in 4 Makrosporen. 13 Makrospore, oberhalb derselben ihre 3 degenerierenden Schwestern.

Vor Ende April hat das Integument schon den Nucellus eingehüllt, und es tritt der Arillus auf (Fig. 96, 7). Material, am 8. Mai gesammelt und longitudinal geschnitten, zeigt die Anordnung der Brakteen und der

verschiedenen Teile der Ovula sehr deutlich (Fig. 96, 9, 10, 11). Die kleine Anschwellung zwischen den Ovulis, welche der Vegetationspunkt des Infloreszenzsprößchens ist, steht nicht genau in der Mediane der Ovula und ist deshalb in dem gezeichneten Schnitt (Fig. 96, 11) nicht sichtbar, jedoch mit einer gebrochenen Linie angedeutet.

Die Makrosporenmutterzelle ist noch nicht zu unterscheiden. Zur Zeit der Pollinierung, etwa 3 oder 4 Wochen später, tritt aus der Mikropyle ein Tropfen Flüssigkeit hervor, in welcher die Pollenkörner aufgefangen werden. Die Embryosackmutterzelle ist erst in der letzten Hälfte des Mai sichtbar (Fig. 97, 3). Ein deutliches Synapsisstadium geht der Reduktionsteilung voran (Fig. 97, 4, 5), welche in verschiedenen Jahren schon am 1. oder erst am 24. Juni stattfindet. Die Mutterzelle teilt sich in 4 Tochterzellen (Fig. 97, 8—12), von denen die untere zum Embryosack auswächst (Fig. 97, 13).

Die ♂ x-Generation.

Am 31. Mai 1902 waren die Pollenkörner zweikernig, aber 1904 wurde dieses Stadium schon 14 Tage früher erreicht. Dies geschieht, während die Mikrosporen noch im Mikrosporangium sich befinden, in welcher Hinsicht *Torreya* also mit *Cephalotaxus* übereinstimmt, von *Taxus* aber abweicht. In Wasser schlüpft die von der Intine umgebene Mikrospore plötzlich aus der Exine aus. In reifen Pollenkörnern ist die Zelle, nicht bloß deren Kern geteilt, die kleinere Zelle ist wahrscheinlich die generative.

Sterile Prothalliumzellen werden demnach nicht gebildet, das Prothallium ist also stark reduziert, so stark wie bei den *Cupressineen*, *Taxodium* und den übrigen *Taxaceen*. Das ließe sich dadurch erklären, daß der Windtransport des Pollens eine große Leichtheit desselben erforderte und deshalb bei den *Coniferen* die Reduktion bis aufs Unentbehrlichste durchgeführt wurde. Leider aber haben nicht alle *Coniferen* eine so stark reduzierte x-Generation. Bei den *Abietineen* und bei *Podocarpus* kommen sterile Prothalliumzellen vor. Das rührt nach Miss Robertsons Meinung daher, daß bei diesen Gruppen eine Herabsetzung des Gewichtes des Pollens nicht so zwingend nötig war, weil bei diesen Gruppen (mit Ausnahme von *Tsuga*) der Pollen geflügelt, also tragfähiger ist und deswegen die sterilen Pollenzellen ohne Gefahr für die Flugfähigkeit erhalten bleiben konnten.

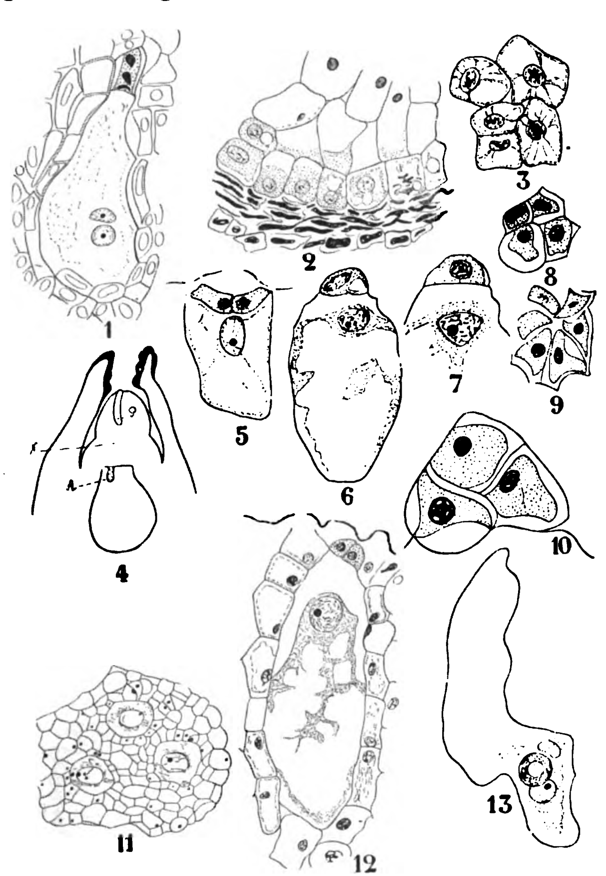
Bei aller Achtung für diesen Erklärungsversuch möchte ich doch bemerken, daß das Gewicht dieser sterilen Prothalliumzellen so verschwindend klein sein muß, daß es meines Erachtens kaum die ihm von Miss Robertson zugeschriebene Rolle gespielt haben kann, ja mir scheint es nicht einmal bewiesen, daß das Gewicht eines Pollenkorns mit sterilen Prothalliumzellen größer ist als ein solches ohne sie.

Die ♀ x-Generation.

Die Keimung der Makrospore findet Ende Juni statt (Fig. 98, 1). Im Juli entwickelt sich das Prothallium, und Anfang August erscheinen die Archegonien (Fig. 98, 4). Das Prothallium bildet sich in der üblichen, von Frl. Sokolowa festgestellten Weise, es entstehen aber ebenso wie bei *Cephalotaxus* Querwände in den Alveolen, bevor diese in der Mitte der Makrospore zusammentreffen. Die äußere Endospermschicht hat das

Aussehen eines Epithels (Fig. 98, 2), und es wäre möglich, daß es ein das Nucellargewebe zerstörendes Ferment ausscheidet, wie der „Verdauungssack", welcher eine endogen gebildete Wurzel umgibt. Es werden auf jedem Prothallium 3—4 Archegonien gebildet (Fig. 98, 11). Der Archegonhals besteht meistens aus einer Etage von 4—6 Zellen (Fig. 98, 5, 8, 9). Die Teilung der Zentralzelle wurde zweimal beobachtet (Fig. 99, 1), eine Bauchkanal z e l l e wird nicht gebildet, und der Bauchkanalnucleus geht bald zugrunde.

Fig. 98. Torreya californica, nach Miss ROBERTSON. 1 Längsschnitt eines zweikernigen Embryosackes. 2 Schnitt eines Teiles des Prothalliums, die epitheliale Außenschicht zeigend, außerhalb derselben das zerdrückte Nucellargewebe. 3 Epitheliale Zellen des unteren Teiles des Endosperms. 4 Diagramm, der Längsschnitt eines Ovulums zur Zeit der Bildung der Archegonien, Arillus entfernt. P Pollenschlauch, N Nucellus, Ar Archegon. 5 Archegon mit 2 Halszellen vom Schnitte der Fig. 4. 6 Archegon mit Halszelle, in welcher der Kern sich eben teilt. 7 Ein Schnitt durch dasselbe Archegon weiter nach innen. 8 Querschnitt durch einen vierzelligen Hals. 9 Idem durch einen sechszelligen Hals. 10 Sechszelliger Hals eines Archegons im Längsschnitt. 11 Querschnitt eines Prothalliums mit 3 Archegonien, in der Höhe des Kernes der Zentralzellen geschnitten. 12 Längsschnitt eines Archegons mitsamt der angrenzenden Mantelzellen. 13 Pollenschlauch. Oben rechts der Stielzellkern, in der Mitte die Körperzelle, unten der Schlauchkern.



Im Pollenschlauch, in dessen Spitze Körperzelle, Stielzelle und Pollenschlauchkern (Fig. 98, 13) zur Beobachtung kamen, bilden sich zwei Spermnuclei; die Teilung der Körperzelle kam jedoch nicht zur Beobachtung. Spermazellen werden nicht gebildet, beide Spermnuclei liegen in e i n e r cytoplasmatischen Hülle (Fig. 99, 4). Beide Spermakerne sind gleich groß, jedoch nur einer funktioniert.

Befruchtung findet früh im September statt, d. h. 3—4 Monate nach der Bestäubung (Fig. 99, 5). Bei der Kopulation scheint ein Teil des die beiden männlichen Kerne umgebenden Plasmas an der Bildung der Zygote teilzunehmen (Fig. 99, 7, 9). Darüber sagt Miss ROBERTSON: „I am sorry to say that I have not succeeded in observing the division of the body-cell nucleus. Fig. 99, 4 shews a body-cell enclosing two

sperm-nuclei. These two nuclei seem never to be surrounded by separate masses of cytoplasm, agreeing in this respect with *Pinus*. Fig. 99, 5 shews one male nucleus in contact with the neck of the archegonium while the second is some distance behind. One vegetative nucleus is in contact with the body-cell. I believe that only one of the two male nuclei is functional, for I have invariably found a separate pollentube corresponding to each fertilized egg. So far as I have observed the functional nucleus is no larger than the other. In the equality of the sperm-nuclei *Torreya* agrees with *Cephalotaxus* as described by ARNOLDI, but differs from *Taxus* as represented in BELAJEFF's well-known figure."

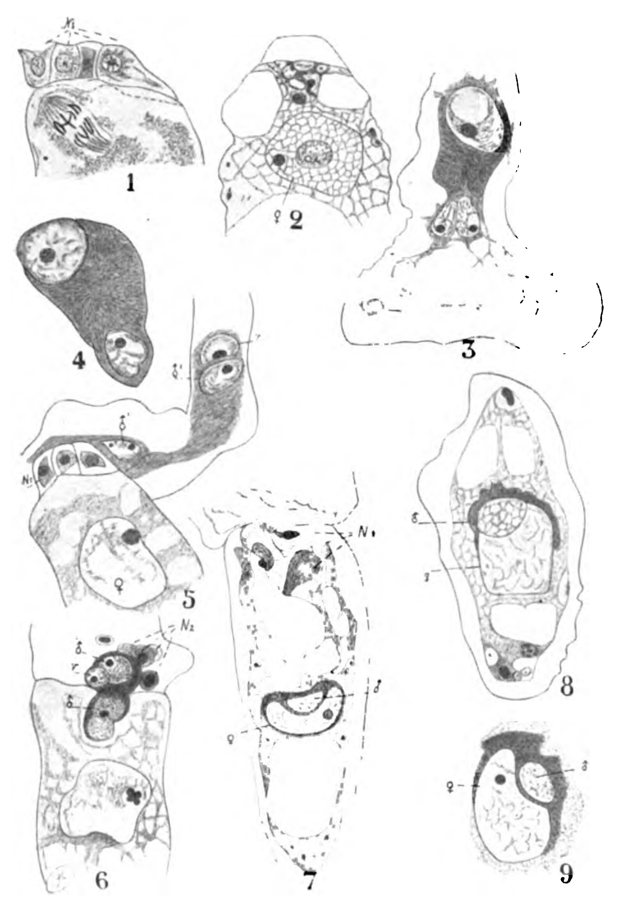


Fig. 99. Torreya californica, nach Miss ROBERTSON. Nz Halszellen, ♀ Eikern, ♂1 ♂2 Spermakerne, V vegetative Kerne des Pollenschlauches. 1 Die Zentralzelle des Archegons in Teilung. 2 Archegon mit Eikern, die dunkle Partie desselben vielleicht der Rest des Bauchkernes. 3 Pollenschlauchspitze, oben die Körperzelle, unten Stielkern und Schlauchkern. 4 Körperzelle mit zwei ♂ Kernen. 5 Befruchtung, die Körperzelle stark in die Länge gezogen, so daß die ♂1 ♂2 Kerne weit auseinanderliegen. 6 Ein ♂ Kern tritt in die Eizelle ein, direkt unterhalb dieser eine (vom Zeichner zu sehr granulierte) Vakuole. 7—9 Verschmelzung von Sperma- und Eikern.

„The passage of the functional male nucleus into the archegonium is shewn in Fig. 99, 6, which is drawn from an ovule gathered on August 31st. The second male nucleus and the rear half of the body-cell are left in the pollen-tube. . . . In Fig. 99, 7 the male nucleus is actually in contact with the egg-nucleus, whose membrane is pressed in like a collapsing india-rubber ball. This peculiar method of union of the male and female nucleus was first recorded by BLACKMAN for *Pinus*, and has since been demonstrated in various other *Gymnosperms*. It appears usual in *Conifers* for the male nucleus to slip from its protoplasmic sheath as it approaches the egg-nucleus and leave it behind near the point of entrance. In *Sequoia* the male nucleus even enters the egg naked, shedding its cytoplasm outside. COKER in his paper on

Taxodium was the first to describe a case in which the cytoplasm of the male nucleus surrounds the fusion-nucleus and plays an important part in the formation of the embryo. In this plant the male cytoplasm is packed with starch. A similar case has recently been recorded by LAWSON for *Cryptomeria*. Although JAEGER does not refer to it in *Taxus*, two of his figures (pl. XVII, fig. 38, 39) distinctly suggest that the same thing takes place in this genus. I have observed the contact of the male and female nucleus in seven archegonia of *Torreya californica*, and always without exception a layer of specially dense cytoplasm has been found to occur on the side of the two nuclei from which the male nucleus has approached. It is thickest opposite the middle of the male nucleus, and exactly recalls the texture of the body-cell proto plasm. My Figs. 99, 19—21 should be compared with COKER's fig. 103. I think it is safe to assume that this cytoplasm was brought in by the male nucleus.“

Nachdem der Zygotenkern sich zweimal geteilt hat und also 4 Kerne vorhanden sind, fängt die Zellwandbildung schon an, und es wurde also keine Spur der ausgedehnten freien Zellbildung gefunden, welche für *Taxus* und *Cephalotaxus* beschrieben worden ist und als ein primitives Merkmal betrachtet wird. Die Zahl der Chromosomen beträgt anscheinend in der weiblichen x-Generation 8.

Miss ROBERTSON schließt:

„I began the study of the spore development and sexual organs of *T. californica* not unprepared to find at any rate some *Cycad*-like traits, but this expectation has scarcely been realised. If I have counted the chromosomes correctly the number agrees with *Ceratozamia* (and *Taxus*) and differs from that usually found in *Conifers*.“

Daß dies aber wenig betreffs der Verwandtschaft aussagt, mag durch untenstehende, von COULTER und CHAMBERLAIN entliehene Tabelle der Chromosomenzahlen bei verschiedenen *Liliaceen* illustriert werden:

	in der x-Generation
Funkia Sieboldiana	24
Allium (3 Arten)	8
Lilium (7 Arten)	12
Fritillaria (2 Arten)	12
Tulipa Gesneriana	8
Erythronium americanum	12
Galtonia candicans	8
Scilla (2 Arten)	8
Muscari neglectum	24
Convallaria majalis in einem Falle	16?, im anderen 18
Trillium (2 Arten)	6
Leucojum vernum	12

Innerhalb der Familie schwankt die Zahl also von 6—24 Chromosomen in der x-Generation, von 12—48 in der 2x-Generation.

Miss ROBERTSON fährt fort: „but in no other point have I succeeded in recognising any additional evidence for the relationship of *Torreya* with the *Cycads* — a relationship which is clearly suggested by the structure of the seed and seedling.“

Wir haben aber oben schon gesehen, daß in diesem Satz der Nachdruck auf das Wort „suggested“ fallen muß.

Wir wollen aber jetzt den

Samen

etwas näher beschreiben, und zwar nach den Untersuchungen OLIVERS (New Phytol., I, 1902, p. 142, und Ann. of Botany, XVII, 1903, p. 466).

Wie wir sahen, zeigen die jungen Ovula im April einen freien, von einem einzigen Integument eingeschlossenen Nucellus. Anfang Mai wird an der Basis des Ovulums eine Zone eingeschoben, aus welcher sich später der Arillus bildet. Im Winter fängt die Entwickelung des Embryos an. Inzwischen ist die Mikropyle vom Arillus überwachsen (Fig. 101, 5). Das weitere Wachstum des Samens findet interkalar statt, so daß im nächsten Sommer eine große Zone an der Basis zugefügt worden ist; ja der ganze Samen, mit Ausnahme der Spitze, entsteht in dieser Weise. In einem reifenden Samen des zweiten Jahres, so gegen Ende Juni untersucht, kann der Teil, in welchem Nucellus, Integument und Arillus unter sich frei sind, weniger als $^1/_{20}$ der ganzen Länge des Samens betragen. In der unteren Fortsetzung des Samens sind jedoch alle Teile, welche weiter nach oben frei sind, Nucellus, Integument und Arillus, anatomisch erkennbar. Der Querschnitt in Fig. 100 geht durch die Mitte eines Samens im zweiten Jahre, so gegen Ende Juni.

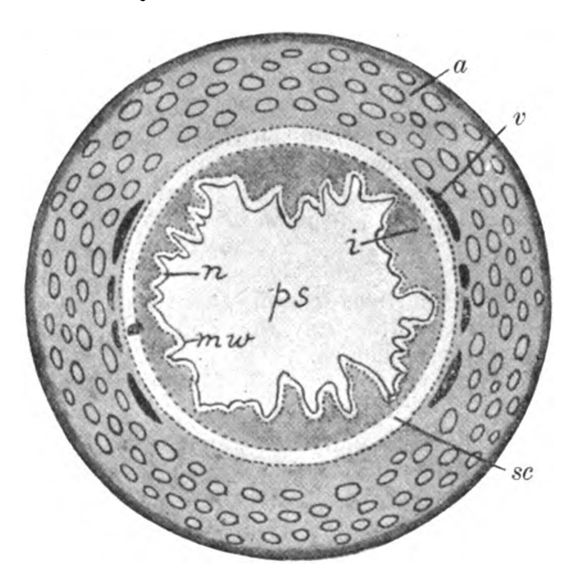


Fig. 100. Torreya californica, Querschnitt eines reifenden Samens etwa in halber Höhe zwischen Anheftungspunkt und Mikropyle. Nach OLIVER. Erklärung im Text.

Die äußere Zone *a* stellt den Arillus dar mit seinen zahlreichen Schleimkanälen (gum-canals). Bei *v* (schwarz) sind die zwei Sätze von Gefäßbündeln, welche in dieser Region des Samens dem Arillus angehören. Der weiße Ring *sc* stimmt überein mit dem äußeren Teile des Integumentes, er wird sich später zur Steinschale oder Sclerotesta umbilden. Die graue Zone *i* hängt mit dem inneren Teile des Integumentes zusammen, so daß *i* + *sc* das ganze Integument darstellen.

Innerhalb dieser integumentalen Region finden wir die farblose Zone *n*, welche die untere Fortsetzung des Nucellus darstellt. Die Linie *mw* gibt die Grenze des Prothalliums an, indem die zentrale Area *ps* von dem zu dieser Zeit durchscheinenden wässerigen Endosperm eingenommen wird.

Wie wir sehen, ist das Endosperm nicht rund, sondern wie angefressen durch Vorsprünge des Nucellar- und Integumentgewebes, ein solches Endosperm heißt ruminiert und ist bei *Coniferen*, außer bei *Torreya*, nur noch bei *Phyllocladus* angetroffen worden.

Die Ruminationsplatten sind longitudinale Rippen, welche nach der damaligen Meinung[1]) durch aktives lokalisiertes Einwärtswachsen des Integumentes in radialer Richtung entstehen. Bisweilen anastomosieren diese Rippen, und im reifen Samen zerlegen sie das Endosperm in charakteristischer Weise. Die inneren Kanten dieser Rippen sind nicht gerade, sondern wellig, so daß auf dem Radialschnitt eine Rippe eine Anzahl unregelmäßiger alternierender Höhen und Tiefen zeigt. Während das Integument in dieser Weise in das Prothallium vordringt, tritt letzteres radial zwischen die Rippen ein; so wird die Kontaktfläche zwischen beiden aktiven Geweben fortwährend größer, und es muß wohl angenommen werden, daß die Ruminierung eine wichtige Rolle spielt in der Ernährung des Endosperms. In dieser Hinsicht ist die Verteilung des Chlorophylls auf dem Querschnitt von Wichtigkeit. Der Arillus ist überall grün, jedoch am tiefsten an der Oberfläche, wie die Schraffierung in der Fig. 102, 5 zeigt. Die Epidermis enthält zahlreiche Stomata. Die äußere Zone des Integumentes (Fig. 101, 7), welche die Sclerotesta bilden wird, ist farblos, seine innere Zone aber enthält Chlorophyll. Die schmale Nucellarzone und das Prothallium sind farblos, aber die einschneidenden Ruminationsplatten bringen das Chlorophyllgewebe in engen Kontakt mit dem ganzen inneren Gewebe des Samens, während die Bündel *v* für die Wasserzufuhr sorgen.

Betrachten wir einmal das Gefäßbündelsystem, welches in Fig. 101, 7 mit *T* bezeichnet ist. Dieses Diagramm stellt einen Längsschnitt eines reifen Samens dar, in der sogenannten Hauptebene getroffen, die zentrale helle Partie muß jedoch als konvex betrachtet werden, da sie die freigelegte Oberfläche des Nucellus darstellen soll. Der Ausdruck „Hauptebene“ erheischt einige Erklärung; es ist die Ebene, in welcher die beiden durch die Chalaza eintretenden Integumentbündel verlaufen. An der Spitze der Figur sieht man die freien Teile von Nucellus, Integument und Arillus.

Die Nucellarwand ist dünn. Jedes der beiden durch die Chalaza eintretenden Bündel kann sich in zwei oder mehr Zweige (sehr ausgiebig bei *T. nucifera*) teilen, diese vereinigen sich jedoch wieder etwas unterhalb der Ebene, in welcher Arillus und Integument unter sich frei sind, und zwar ebenfalls in der Hauptebene des Samens. Hier biegt sich der zentrale Teil der wieder vereinigten Bündel plötzlich nach innen und durchbohrt die Sclerotesta an einer besonderen schildähnlichen Stelle (*F* Fig. 101, 8). Solche Stellen gibt es zwei, je eine rechts und links, etwas unterhalb der Mikropyle, sie sind auf dem Steine des reifen Samens nach Entfernung des Arillus deutlich sichtbar (Fig. 101, 8 bei *F*). Die halbmondförmige Zone an der Spitze des Samens, welche oft von einer dünnen, durchscheinenden Membran bedeckt ist, stellt die Oberfläche des freien Teiles des Integumentes dar. Dieser Teil erstreckt sich in der Ebene, welche senkrecht zur Hauptebene steht, am weitesten nach unten.

---

1) Vergl. jedoch unten S. 182 und 183.

Nachdem das Trachealbündel die Steinschicht durchbohrt hat und in das weiche Gewebe, welches die innere Schicht des Integumentes darstellt, eingedrungen ist, gabelt es sich, und die Zweige wenden sich scharf von der Hauptebene des Samens ab (Fig. 101, 9). Diese Zweige wenden sich zu der Grube zwischen Nucellus und Integument und vereinigen sich mit den Zweigen, welche von der anderen Seite kommen (Fig. 101, 9 ein etwas schiefer Querschnitt und deshalb nur an einer

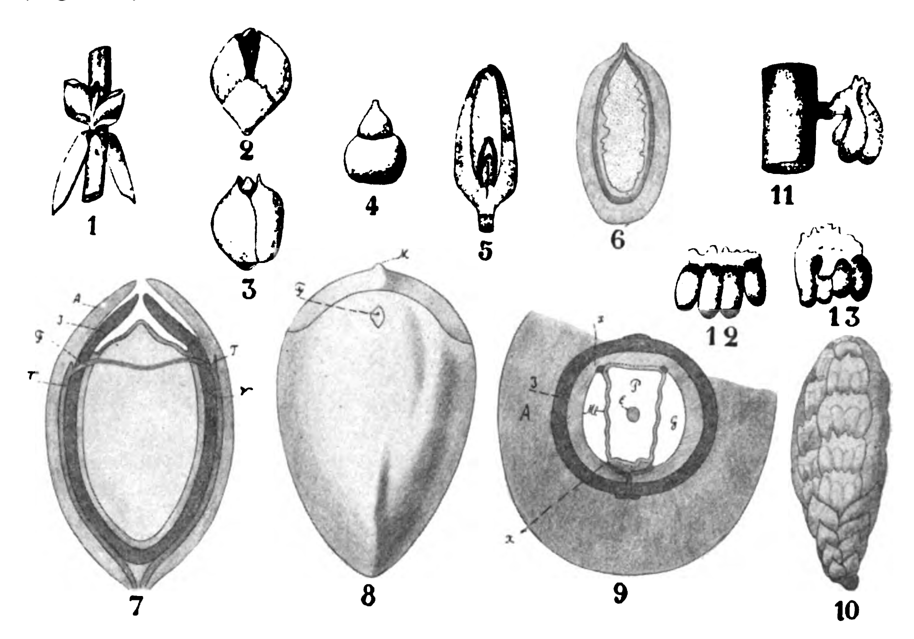


Fig. 101. Torreya. 7, 8, 9 nach OLIVER, alle übrigen nach PILGER. 1 Zweiblütiger Knäuel. 2, 3 Blüten. 4 Ovulum mit Arillus. 5 Idem, älteres Stadium, längs durchgeschnitten, der Arillus weit über das Integument emporgewachsen. 6 Samen im Längsschnitt. 7 Medianer Längsschnitt des Samens durch die Hauptebene. A Arillus, I Integument, F Foramen, die Sclerotesta perforierend und zwei Gefäßbündelstränge (V) in den Stand setzend, zu der Basis des Nucellus vorzudringen. Der die beiden Foramina verbindende Querstreifen bezeichnet die vermuteten Reste der trachealen Platte. T Masse von Transfusionsgewebe, vermutlich Reste der früheren Integumentalbündel. 8 Der Stein von T. californica, aus seinem fleischigen Arillus herausgeschält. Das Schild mit dem Foramen (F) deutlich sichtbar. M Mikropyle; die Hauptebene des Samens verläuft senkrecht zur Ebene des Papiers. 9 Querschnitt des Samens in der Höhe der Foramina, aber etwas schief geschnitten, so daß er an der Unterseite der Zeichnung gerade das eine Foramen getroffen hat, an der Oberseite aber unterhalb des Foramens verläuft. Der T unten ist das Bündel, welches durch das Foramen eintritt und dessen zwei Zweige links und rechts in die Richtung der Rinnen der Lücken (G) verlaufen, welche sich hier zwischen Nucellus und Integument befinden. Die Basis des T ist der außerhalb des Steines verbleibende Teil des Bündels (= T der Fig. 7). x die Querschnitte der Bündel, welche die Rinnen entlang laufen; e Embryo; P Prothallium; Ml die Schleimschicht der Nucellarwand; I Integument; A Arillus. 10 Mikrostrobilus. 11—13 Mikrosporophylle.

Seite den Durchtritt durch die Sclerotesta zeigend), so daß die durch die Foramina eintretenden Gefäßbündel die Basis des freien Nucellarkegels umwinden.

Wir sahen, daß nur der zentrale Teil der wiedervereinigten Bündel durch die Foramina eintritt, die lateralen Teile setzen ihren Verlauf in der Masse außerhalb des Steines fort und enden in einer Masse von

Transfusionstracheiden (*T* Fig. 101, 7), etwas unterhalb der Stelle, wo der Arillus frei vom Integument wird.

Die andere Art, deren x-Generationen untersucht wurde, ist

Torreya taxifolia ARNOTT,

welcher COULTER und LAND unter dem Titel „Gametophytes and embryo of Torreya taxifolia“ in der Bot. Gazette, XXXIX, 1905, p. 161 einen Artikel widmeten, dem folgendes entliehen ist: Die Art kommt in einem schmalen Streifen am Ostufer des Apalochicola Rivier von der Südgrenze von Georgien bis etwa 30 Meilen weiter nach Süden vor.

Ueber seinen Besuch in dieser Region im April 1904 sagt COWLES: Ich besuchte die am weitesten nach Norden gelegene Gruppe, westlich vom Dorfe Chattahoochee, nahe der Grenze von Georgien. Die Verteilungslinien auf CHAPMANS Karte könnten den Eindruck erwecken, daß der Baum ein Xerophyt ist und steile und trockene östliche Abhänge bewohnt. Ich war denn auch überrascht zu finden, daß er wenigstens an der Chattahoochee-Fundstelle beschränkt war auf die in außerordentlich hohem Grade mesophytischen Abhänge der Ravinen, wo er ausschließlich im Schatten von Bäumen wuchs und an Stellen mit andauernder Feuchtigkeit, am liebsten an den Nordabhängen. Nord- und Südgrenze des Baumes liegen nur 30 Meilen auseinander, und die Verbreitung von Ost nach West ist noch viel geringer. Auch ist es nicht wahrscheinlich, daß neue Fundorte entdeckt werden, da das Holz großen Nutzwert hat und die Bewohner den Baum recht gut kennen.

Er wächst zusammen mit einer bemerkenswerten und ziemlich großen Gruppe nördlicher mesophytischer Pflanzen, und der Schluß, daß *Torreya* eine nördliche Pflanze höchst ausgesprochener mesophytischer Eigenschaften (tendencies) ist, ist zwingend; sie muß assoziiert werden mit solchen Formen, wie die *Fagus-*, *Acer-* und *Tsuga*-Formen der amerikanischen nördlichen Wälder, also mit den am ausgesprochensten mesophytischen Vegetationstypen. Wahrscheinlich wird *Torreya* nie ein großer Baum, auch nicht, wenn die Bauern die Exemplare nicht, sobald sie einigermaßen nützlich sind, umhauten. Nur selten werden Exemplare mehr als 30 cm dick oder höher als 9—12 m angetroffen. Der Baum hat eine auffallende Fähigkeit sich vegetativ zu vermehren, fast ebenso stark wie *Sequoia* (the redwood). Aus abgehauenen Stümpfen entwickeln sich viele kräftige Sprosse, und er scheint ebenso lebenszäh wie *Populus*. Männliche Bäume scheinen häufiger zu sein als weibliche, da sie aber in der Blüte viel mehr auffallen als die weiblichen, mag dieser Umstand eine Ueberschätzung ihrer Zahl verursachen.

Die ♂ Strobili

stehen einzeln in den Blattachseln junger Zweige (Fig. 102, 1). Der Strobilus besteht aus einer Anzahl sich dicht deckender, steriler Brakteen in 4 vertikalen Reihen, welche die zahlreiche Sporophylle tragende Spitze der Strobilusachse völlig einhüllen. Der Strobilus ist also ausgesprochen steril im unteren und fertil im oberen Teile, und die Sporophylle setzen die von den Brakteen angefangene Spirale fort (Fig. 94, 6, 7).

Wenn im August die Sporophyllprimordien angelegt werden (Fig. 94, 3), ist noch keine Differenzierung eingetreten, aber Anfang

September zeigen sich die jungen Sporangien, deren sporogenes Gewebe durch je eine primäre sporogene Zelle dargestellt wird. In diesem Stadium sind 7 Sporangien vorhanden, 3 adaxiale und 4 abaxiale radial um die zentrale Achse verteilt, wie die 5 oder mehr Sporangien von *Taxus*. Von diesen entwickeln sich die 4 abaxialen in gewöhnlicher Weise und bilden die 4 hängenden abaxialen Sporangien, welche für *Torreya* charakteristisch sind. Die 3 adaxialen verkümmern aber und auch das zwischenliegende Gewebe, so daß die 3 adaxialen Sporangien durch eine einzige breite, flache Höhlung, welche ein Harzbehälter wird, ersetzt werden. Zwischenstadien, in welchen die 3 sporogenen Regionen noch zu unterscheiden sind, zeigt Fig. 103, 5. In Fig. 103, 6 (21. Oktober)

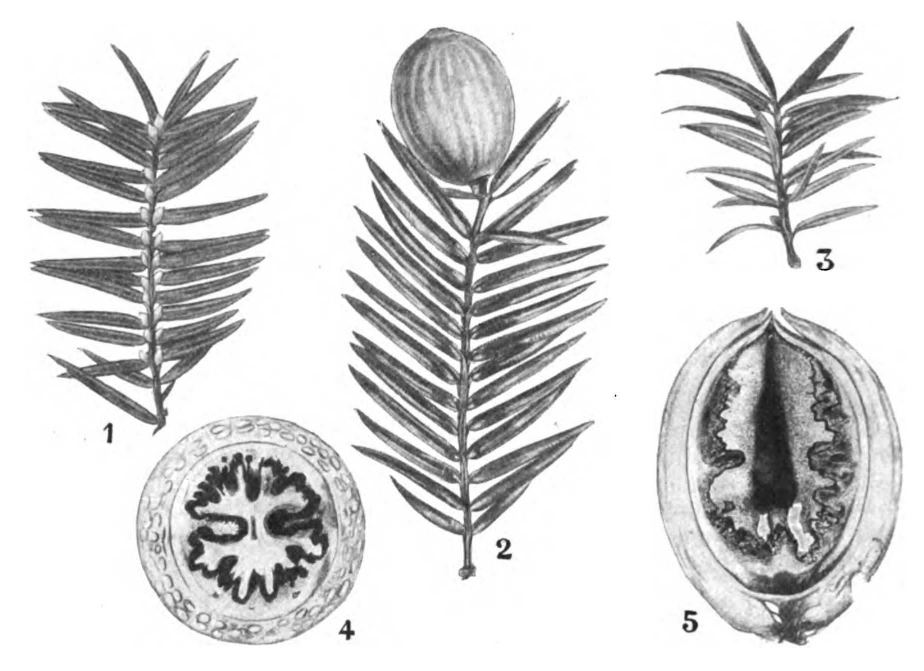


Fig. 102. Torreya taxifolia, nach COULTER und LAND. 1 Männlicher Zweig am 21. Oktober 1904. 2 Zweig mit reifem Samen am 21. Oktober 1904. 3 Weiblicher Zweig am 7. April 1904. 4 Querschnitt des Samens mit ruminiertem Endosperm. 5 Längsschnitt des Samens.

ist ein medianer Längsschnitt abgebildet, den großen Harzbehälter (r) an der Oberseite und das sich normal entwickelnde sporogene Gewebe (s) an der Unterseite zeigend.

Dies führt zu dem Resultat, daß das reife *Torreya*-Mikrosporophyll 4 abaxiale Sporangien und einen großen adaxialen Harzbehälter hat.

In einem Falle waren die beiden lateralen Sporangien kleiner als die mittleren, und es zeigte sich also die Neigung zu einer noch stärkeren Reduktion. Dies veranlaßte die Autoren, *Pinus Laricio* zu untersuchen, und sie fanden da zwei Harzhöhlungen in derselben Beziehung zu den dortigen 2 Sporangien wie die 2 lateralen Sporangien von *Torreya* zu den mittleren. In frühen Stadien gleicht das Gewebe an dieser Stelle den zwei Harzhöhlungen bei *Pinus*-Sporangien.

Miss ROBERTSON fand, wie wir sahen, bei *T. californica* bisweilen 6 oder 7 reife Sporangien, in welchem Falle also manches gewöhnlich abortierende Sporangium reif wurde.

Es liegt also eine offenbare Tendenz vor, die Zahl der funktionierenden Sporangien durch Abort herabzusetzen, eine Reduktion, welche bei *Pinus* weiter fortgeschritten ist als bei *Torreya* und bei letzterer weiter als bei *Taxus*.

Die ♀ Infloreszenzen

stehen in den unteren Blattachseln junger Zweige (Fig. 102, 3). Die Strobili stehen in Paaren auf einem sehr kurzen Axillarsproß, meistens

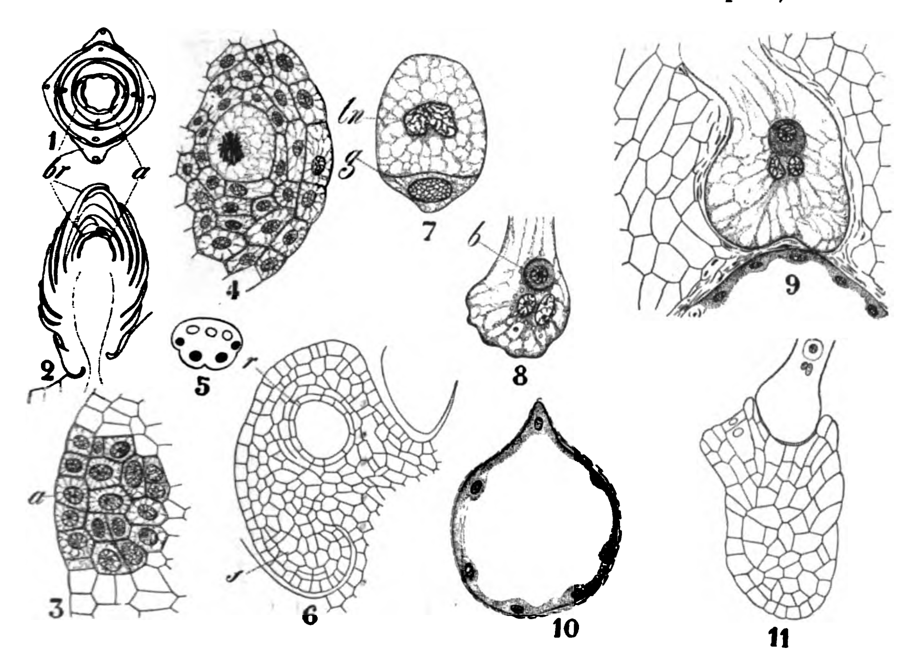


Fig. 103. Torreya taxifolia, nach COULTER und LAND. 1 Querschnitt durch einen Mikrostrobilus, die Brakteen (br) und die Staminalanlagen (a) zeigend. 2 Längsschnitt eines solchen. 3 Anlage eines Mikrosporangiums (a). 4 Medianer Längsschnitt durch ein adaxiales Mikrosporangium, die Desorganisation der primären sporogenen Zelle zeigend (die adaxialen Mikrosporangien entwickeln sich nicht). 5 Querschnitt eines Sporophylls, die 3 abortiven adaxialen und die 3 funktionierenden abaxialen Sporangien zeigend. 6 Längsschnitt eines Mikrosporophylls, ein frühes Stadium in der Bildung der Harzlücke (r) und eines Sporangiums (s) zeigend. 7 Pollenkorn mit generativer Zelle (g) und Schlauchkern (tn). 8 Spitze eines Pollenschlauches, bis zum halben Wege in den Nucellus eingedrungen (10. Juni 1904), b die Körperzelle. 9 Pollenschlauch, bis zur Makrospore vorgedrungen, in welcher nur noch freie Kerne vorhanden sind. 10 Gekeimte Makrospore mit vielen Kernen. 11 Pollenschlauch in Berührung mit dem Prothallium, links vom Schlauch ein Archegon.

ein Paar, oft aber zwei, ja bisweilen sogar drei Paare. Ein Haufen von 2—6 Strobili bildet also eine Infloreszenz, deren obere Glieder nie reifen, meistens bildet nur einer, bisweilen bilden die beiden Strobili des unteren Paares den großen, pflaumenartigen Samen (Fig. 102, 2).

Der Strobilus ist sehr einfach, er besteht aus 4 Brakteen und einem einzigen terminalen Ovulum mit 2 Integumenten (Fig. 103, 1 und 2) nach COULTERS und LANDS Auffassung; wir nennen das äußere Arillus.

Das Ganze gleicht einer einfachen ovulaten Blüte mit einem aus 4 Brakteen gebildeten Perianth, welches diesen Namen vielleicht ebensogut verdient wie das sogenannte Perianth der Gnetales, von welchem es aber klar ist, daß es nur aus den sterilen Brakteen eines stark reduzierten Strobilus gebildet wurde.

Wie Oliver und Miss Robertson bei *T. californica* beschreiben, entsteht auch bei *T. taxifolia* der größte Teil des Samens durch interkalares basales Wachstum, und der ursprünglich freie Nucellus bildet

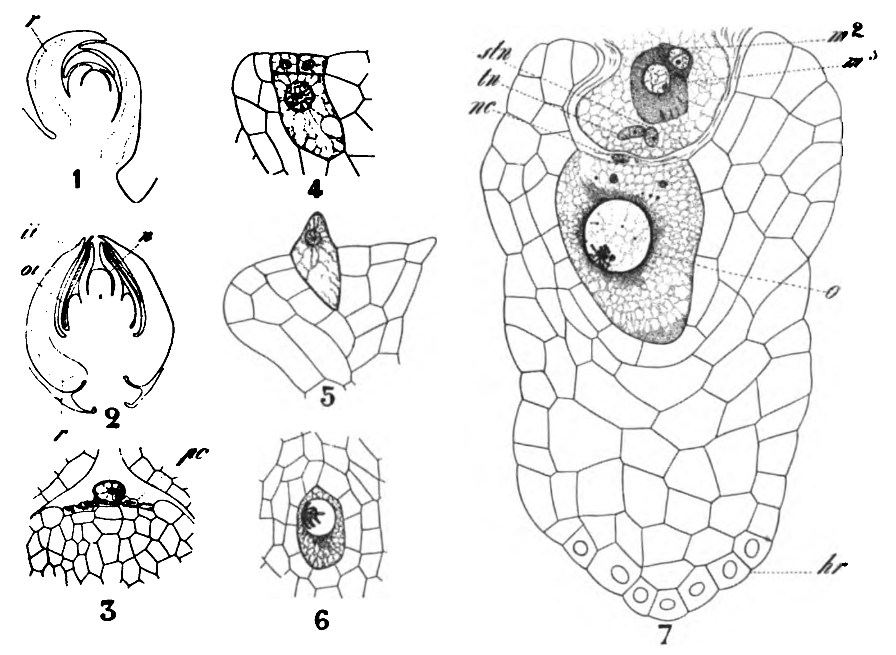


Fig. 104. Torreya taxifolia, nach Coulter und Land. 1 Junger ovulater Strobilus mit Brakteen, Integument und Nucellus. r Harzkanal. 2 Aelteres Stadium, die Anlage des Arillus (oi) zeigend. ii Integument, n Nucellus. 3 Spitze des Nucellus mit der, eine Mikrospore enthaltenden Pollenkammer (pc). 4 Archegon, aus zwei Halszellen und der Zentralzelle bestehend. 5 Mikropyläres Ende des Prothalliums mit einer hervorragenden Archegoninitiale, vorgedrungen in den Raum, der früher durch die Makrosporenmutterzelle eingenommen wurde. 6 Makrosporenmutterzelle in Synapsis. 7 Längsschnitt eines Prothalliums, dessen Archegon sogleich befruchtet werden wird. o Eikern, nc Rest einer Halszelle, tn Schlauchkern, stn Stielkern, m^1 die funktionierende, m^2 die rückgebildete Spermazelle. Unten am Prothallium Haustorialzellen (hr).

mit seinen Integumenten (nach der Auffassung der Autoren) nur die Spitze desselben. Auch der Gefäßbündelverlauf ist derselbe wie der von Oliver bei anderen Arten beschriebene.

Die ♂ x-Generation.

Sterile Prothalliumzellen werden auch hier nicht gebildet. Nach der ersten Teilung sind generative und Pollenschlauchzelle deutlich und durch eine dünne Membran getrennt. Der Pollenschlauchnucleus ist bisweilen rund, meistens aber amöboid (Fig. 103, 7).

Früh im April werden die stärkereichen, binukleären Pollenkörner auf der Nucellusspitze angetroffen (Fig. 104, 3). Da die Befruchtung erst etwa Mitte August stattfindet, sind aktive Pollenschläuche etwa 4 Monate in der Nucellarspitze vorhanden, und ihr Verhalten ist sehr wechselnd. Sie können sehr schnell bis zum Embryosack vordringen und diesen schon am 21. Juni erreichen, wenn das Endosperm nur noch aus 16—64 parietal gestellten freien Kernen besteht (Fig. 103, 9), oder aber sie dringen sehr langsam vor. Auch kann ihr Verlauf gerade auf den Embryosack zugehen oder diesen erst nach mancher, bisweilen sehr bizarrer Abweichung erreichen.

Das meistens nur in der Einzahl vorhandene Archegon (Fig. 103, 11) liegt niemals zentral im Endosperm, und der Pollenschlauch trifft den Embryosack an einer Seite (Fig. 103, 11). In allen Wanderungen des Pollenschlauches sind Körperzelle, Stielkern und Pollenschlauchkern auffallend deutlich, jedoch wurde auch hier die Teilung der generativen Zelle nicht beobachtet, sie muß schon früh nach dem Anfang der Pollenschlauchbildung stattfinden.

Die Teilung der Körperzelle, welche gerade vor der Befruchtung stattfindet, liefert zwei ungleich große männliche Zellen, ganz wie bei *Taxus*.

Es wird dabei nicht, wie Coker bei *Podocarpus* beschreibt, einer der Spermakerne aus dem gemeinsamen Cytoplasma ausgestoßen, sondern dieses Cytoplasma wird ungleich geteilt, so daß zwei gesonderte nackte Spermazellen sehr verschiedener Größe entstehen (Fig. 104, 7).

Die ♀ x-Generation.

Die Mutterzelle der Makrospore ist solitär und zeigt keinen gesonderten Ernährungsapparat um sich herum, wie es das schwammige Gewebe bei *Pinus* und allen untersuchten *Pinaceen* darstellt. Die Reduktionsteilung wurde nicht beobachtet, aber es findet eine Teilung in 4 Zellen statt, wie bei *T. californica*.

Die Keimung der Makrospore fängt mit freier Kernteilung an, und die Kerne sind schon in der wandständigen Lage, wenn ihrer 16—32 vorhanden sind (Fig. 103, 9, 10). In diesem Stadium scheint es, als hätte der Embryosack einen schnabelähnlichen, einen Kern enthaltenden Fortsatz nach oben in das Nucellargewebe hineingetrieben (Fig. 103, 10). Dieser Fortsatz ist jedoch nur die ursprüngliche Lagerstätte des Embryosackes, der sich bloß nach unten hin ausgedehnt hat. Dieser auffallende „Fortsatz" erscheint oft in der Nähe eines Pollenschlauches und gibt eine mögliche Erklärung des eigentümlichen Verhaltens, welches der Archegoniuminitiale von *Welwitschia* zugeschrieben wird, um so mehr, als diese Initiale bei *Welwitschia* oft so wie bei *Torreya* (Fig. 104, 5) den Fortsatz einnimmt. Die Wandbildung im Endosperm fing an, als 256 freie Kerne vorhanden waren; diese Zahl scheint bei vielen *Gymnospermen* die obere Grenze der freien Kernteilung darzustellen.

Sobald der Embryosack mit sehr zartem Prothalliumgewebe gefüllt ist, ist die Initiale des Archegoniums bemerkbar. Sie wird also sehr früh gebildet, und es entsteht demnach der größte Teil des Prothalliums, das ja ein ausgedehntes Gewebe wird, erst nach der Befruchtung.

Die einzige Archegoninitiale liegt immer seitlich von der zentralen Achse (Fig. 103, 11), oft im oben beschriebenen Fortsatz und dann über

das Endosperm hervorragend (Fig. 104, 5). Der Archegonhals besteht aus 2 Zellen in einer Etage (Fig. 104, 4); dies ist bei *Gymnospermen* üblich, nur bei *Podocarpeen* und *Abietineen* wird ein Hals aus mehr als einer Etage gebildet.

Die Zentralzelle vergrößert sich stark, eine Mantelhülle wird erst sichtbar nach der Befruchtung und ist sogar dann nur schwach entwickelt (Fig. 104, 7).

Die Bildung eines Bauchkanalkernes konnte nicht beobachtet werden. Die Autoren sagen darüber:

„A ventral nucleus was expected, for a distinct ventral canal cell among *Coniferales* seems to be restricted to the *Abieteae* and does not always occur in them, and there seemed to be no excuse in our preparations for missing it. We are fully aware that all previous negative evidence as to the occurrence of at least a ventral nucleus in archegonium-forming *Gymnosperms* has proved to be deceptive, but a study, of the behavior of the central cell of *Torreya*, from the formation of the neck cell to fertilization, not only failed to show any indication of division but suggested that it may not occur. In *T. californica* a spindle seen twice in the central cell was interpreted by Miss Robertson as representing 'the cutting off' of a ventral nucleus, but no other traces of it could be found.“

In dem einzigen Falle, wo zwei Archegonien beobachtet wurden, lagen sie an den entgegengesetzten Enden des Embryosackes (wie sie also nach Porschs Deutung des *Angiospermen*-Embryosackes bei einer *Proangiosperme* liegen sollten) mit der Spitze eines Pollenschlauches zwischen sich.

Zur Zeit der Befruchtung besteht das Prothallium aus 400—800 Zellen mit sehr dünnen Wänden und recht wenig Cytoplasma (Fig. 104, 7). Die einzige Differenzierung besteht in einer reichlichen Anhäufung von Reservenahrung in den peripheren Zellen der antipodalen Region (hr Fig. 104, 7). Zu dieser Zeit mißt das ganze Endosperm nur 20—30 μ, während es im reifen Samen etwa 20—30 mm groß und dann ganz mit Stärke und anderer Nahrung angefüllt ist. Diese Nahrung fällt zumal auf in einem breiten zentralen Streifen, der sich von der fortschreitenden Spitze des Embryos unter stetiger Breitenzunahme zu dem antipodalen Ende des Sackes ausstreckt. Fig. 102, 5 zeigt dies im Längs- und Fig. 102, 4 im Querschnitt; das Verhalten des Endosperms nach der Befruchtung besprechen wir später.

Die Befruchtung.

Eine kräftige Ausspritzung des Inhaltes des Pollenschlauches läßt sich ableiten aus der vakuolenartigen Erscheinung im Eizentrum, welche durch diesen kräftigen Eintritt verursacht wird (Fig. 105, 1).

Der männliche Kern, noch in eine cytoplasmatische Schicht eingeschlossen, dringt in das Eiplasma ein bis zum Eikern. Dort schmiegt sich das männliche Plasma dem Eikern an, schlüpft von seinem eigenen Kern hinweg und wurde über volle zwei Drittel des weiblichen Kernes sich ausdehnend angetroffen (Fig. 105, 1). Ein gleiches Verhalten wurde, wie schon früher bemerkt, von Coker bei *Taxodium* und von Miss Robertson bei *Torreya californica* beobachtet. Wörtlich sagen die Autoren:

„The male cytoplasm of *Torreya taxifolia* is sharply differentiated by staining from the cytoplasm of the egg, and undoubtedly completely invests the fusion nucleus. The appearance of a similar mass of cytoplasm investing the free nuclei of the first division (Fig. 105, 2) and continued in the second division in connection with wall-formation (Fig. 105, 3) suggests the possibility that the male cytoplasm may remain differentiated through more than one cell generation."

Der Embryo.

Bald nach der Befruchtung findet die erste Teilung des Zygotenkernes statt (Fig. 105, 2), und fast augenblicklich folgte die zweite

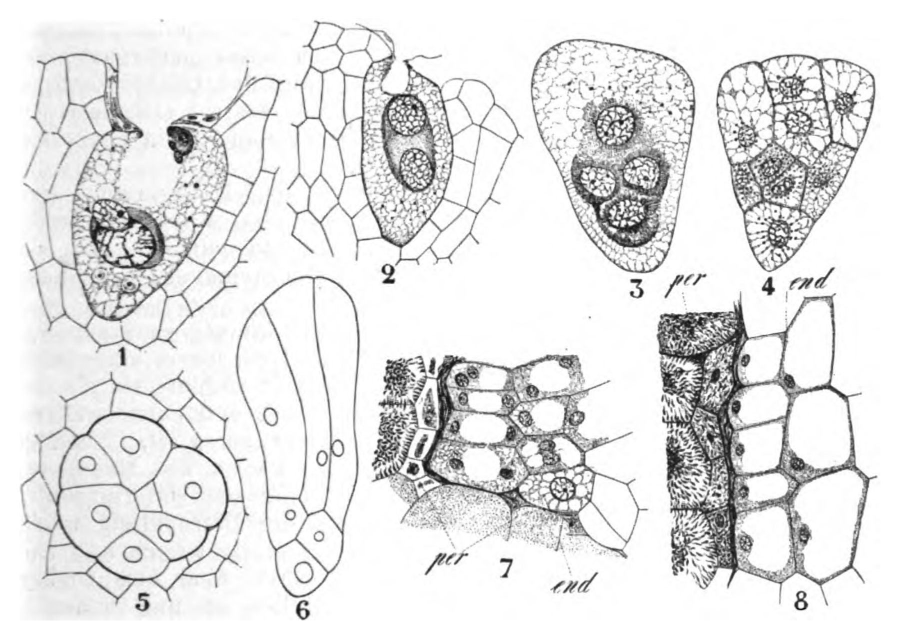


Fig. 105. Torreya taxifolia, nach COULTER und LAND. 1 Befruchtung, Spermakern in Berührung mit dem Eikern; das Cytoplasma der männlichen Zelle, dem Eikern dicht angeschmiegt; der nicht funktionierende Spermakern und Schlauch- und Stielkern liegen oben rechts im Eiplasma. 2 Zweikerniger Proembryo; die dichte, cytoplasmatische Masse, welche diese Kerne umgibt, entstammt wahrscheinlich zum größten Teile dem männlichen Cytoplasma. 3 Vierkerniger Proembryo, Anfang der Wandbildung. 4 Proembryo, kurz nach der Wandbildung, in die Winterruhe eintretend. 5 Querschnitt durch die Suspensorzellen. 6 Proembryo, die Verlängerung der Suspensorzellen zeigend. 7 Endospermzellen (end), das Perisperm (per) angreifend. 8 Die Endospermzellen (end) haben aufgehört das Perisperm (per) anzugreifen.

Teilung, wodurch 4 große, freie Kerne entstanden, welche die Zygote fast ganz ausfüllten (Fig. 105, 3), in der Weise, daß ein Kern an der Basis der Zygote liegt, die 3 anderen in einer höheren Ebene.

Zu dieser Zeit tritt Wandbildung ein, 2 Wochen später ist das Archegon ganz ausgefüllt mit einem aus 12—18 Zellen bestehenden Embryo (Fig. 105, 4).

Außer bei *Sequoia* ist dieses gänzliche Ausfüllen des Eies mit dem Proembryo bei *Coniferen* noch nicht beobachtet; es ist hier bei *Torreya*

wohl verursacht durch die relative Kleinheit des Eies, die besondere Größe der Kerne und die frühe Erscheinung der Zellwände.

Die Zellen des Proembryos liegen in diesem frühen Stadium deutlich in den üblichen 3 Etagen, die dem Halse des Archegons benachbarte nennen die Autoren die primäre, die mittlere die sekundäre Suspensorenetage und bemerken, daß die untere einzellige schließlich auch noch an der Suspensorbildung teilnimmt und den eigentlichen Embryo bildet.

Im nächsten Frühjahr entwickelt sich der Suspensor, und es wird der Embryo gebildet, während auch die Ruminierung des Endosperms und die Entwickelung der Testa stattfindet. Die erste Andeutung einer Veränderung im Winterzustande ist die Verlängerung der primären Suspensorzellen (Fig. 105, 6), etwas später folgt die Streckung der sekundären Suspensorzellen.

Inzwischen hat in der unteren Zelle eine Reihe schneller Teilungen begonnen, welche zur Bildung einer zylindrischen Masse meristimatischen Gewebes führen, etwa wie LYON[1]) dies im Falle des *Ginkgo*-Embryos beschrieben hat. Dieser meristimatische Zylinder schiebt sich nach und nach in das Endosperm hinein, wobei seine basalen Zellen sukzessive zur Verlängerung des Suspensors beitragen.

Nachdem der meristematische Zylinder in das Endosperm vorgedrungen ist, werden die Vegetationspunkte gebildet, wobei die beiden Kotyledonen schön halbmondförmig werden, die Stengelspitze ganz einhüllen und die Wurzelspitze tief im Innern des meristematischen Zylinders gebildet wird.

Zu verschiedenen Malen wurde eine Anzahl kleiner Embryonen in der Suspensorregion des normalen Embryos, im Endosperm eingebettet, angetroffen. Ihr Ursprung konnte nicht festgestellt werden, sie gleichen aber dem Proembryo des normalen Embryos und entstehen, während letzteres im Wachstum seiner zweiten Periode begriffen ist. Nachdem der Pollenschlauch das Archegon erreicht hat, wächst das Endosperm um dieses herum, so daß der Pollenschlauch in eine schüsselförmige Einsenkung zu liegen kommt (Fig. 104, 7). Nach der Befruchtung wächst der Rand dieser Endospermschüssel weiter und schließt nach und nach die Zygote ein, meistens sogar noch einen Fortsatz über dem Embryo bildend. Später runden sich manche dieser Zellen ab und bilden so lockeres Gewebe, in dem die schwachen akzessorischen Embryonen, von denen oben die Rede war, liegen. Ob diese apogam aus Endospermzellen oder durch Sprossung von Suspensorzellen entstehen, muß dahingestellt bleiben.

Von der Erscheinung der ♀ Blüte bis zur Samenreife verlaufen etwa 30 Monate, die sich, wie folgt, verteilen: Juni (?): Erscheinung der ♀ Blüte; April: Makrosporenmutterzellen in Synapsis; August: Befruchtung; Oktober: Proembryo 12—18 Zellen; nächstes Jahr: Entwickelung des Embryos, Ruminierung des Endosperms, Ausbildung der Testa; Oktober: Abfallen des Samens.

Ruminierung.

Nicht nur bei *Torreya,* sondern auch bei anderen Samen mit ruminiertem Endosperm, sogar beim klassischen Beispiel der *Myristica fragrans*

---

1) H. L. LYON (1904), The embryogeny of Ginkgo. Minnesota Bot. Studies, III, p. 275—290, pls. 39—42. (Mir leider nicht zugänglich.)

konnten Verff. nachweisen, daß die übliche Meinung, als entstände die Zerklüftung des Endosperms durch aktives Wachstum und Vordringen der umgebenden Gewebe des Perisperms irrig ist, daß es vielmehr das Endosperm ist, das aktiv in das Perisperm eindringt, und daß also die unregelmäßige Kontur des Endosperms nur dadurch entsteht, daß dieses Perisperm an gewissen Stellen dem Vordringen des Endosperms mehr Widerstand bietet, als an anderen.

„To the casual observer this results in an appearance suggesting that the endosperm is being invaded by plates of perisperm, but this is not more true than that the promonteries of a dissected coast-line are advancing into the sea . . . An examination of the nutmeg, the 'classical illustration of ruminated endosperm', and of *Asimina tri oba (Anonaceae)* showed that precisely the same explanation applies to them that we have given in the case of *Torreya.*"

Diese Erklärung der Rumination zerstört aber die Aehnlichkeit zwischen *Torreya, Pachytesta* und *Lagenostoma* in dieser Hinsicht, worauf OLIVER hinweist, wenn er New Phytol., I, p. 151 sagt: „In any case the peculiar relations of nucellus and integument [the grooving of the endotesta and canopy, and the interlocking with these grooves of longitudinal ridges on the nucellus[1])] suggest that this condition, whatever its signification were, may have formed the starting point of those much more complicated foldings which exist between the central and peripheral portions of the seed in the little-known genus *Torreya.*" Letzteres trifft nun offenbar nach dem Nachweise, daß die Rumination bei *Torreya* aktiv vom Endosperm ausgeht, nicht zu.

Verlassen wir jetzt *Torreya* und wenden wir uns

Taxus

zu, die in bezug auf ihre einblütige Infloreszenz als ein Seitenzweig von *Torreya* betrachtet werden kann.

Die Gattung enthält nur eine Art, die überaus häufig in Gärten kultivierte

Taxus baccata.

Diese, in Gärten, ihres langsamen Wachstums wegen, meistens nicht mehr als strauchhohe Pflanze hat dunkelgrüne, fast schwarze, ziemlich breite, nadelförmige Blätter. Die Pflanze bildet nur Langtriebe, die Blätter sind gescheitelt, so daß die Zweige plagiotrop und zweireihig beblättert erscheinen.

Die fruchtende Pflanze ist leicht kenntlich an dem roten (bei einer Varietät gelben), fleischigen, oben offenen Arillus, welcher die grünen Samen umgibt.

Daß in unseren Gärten nur kleine Exemplare vorkommen, liegt nicht am Klima, *Taxus* ist oder war vor kurzem bei uns noch wild — sondern, wie gesagt, am überaus langsamen Wachstum; sogar Exemplare, welche gewiß 1500 Jahre alt waren, hatten nur wenig über 10 m Höhe. Das größte Exemplar, welches ich in Holland kenne, steht in Velp bei

1) Erklärungssatz, demselben Artikel entnommen, aber von mir an dieser Stelle eingeschoben.

der Mühle, an welcher der Eingang zu Beekhuyzen vorbeigeht, gerade wo die Pferdebahn von Arnhem nach Beekhuyzen aufhört (vergl. Fig. 106).

Das langsame Wachstum bildet ein sehr dichtes, feinfaseriges Holz aus, das vielen Zwecken dienlich ist und in früheren Zeiten ein beliebtes Material zur Anfertigung von Bogen gab.

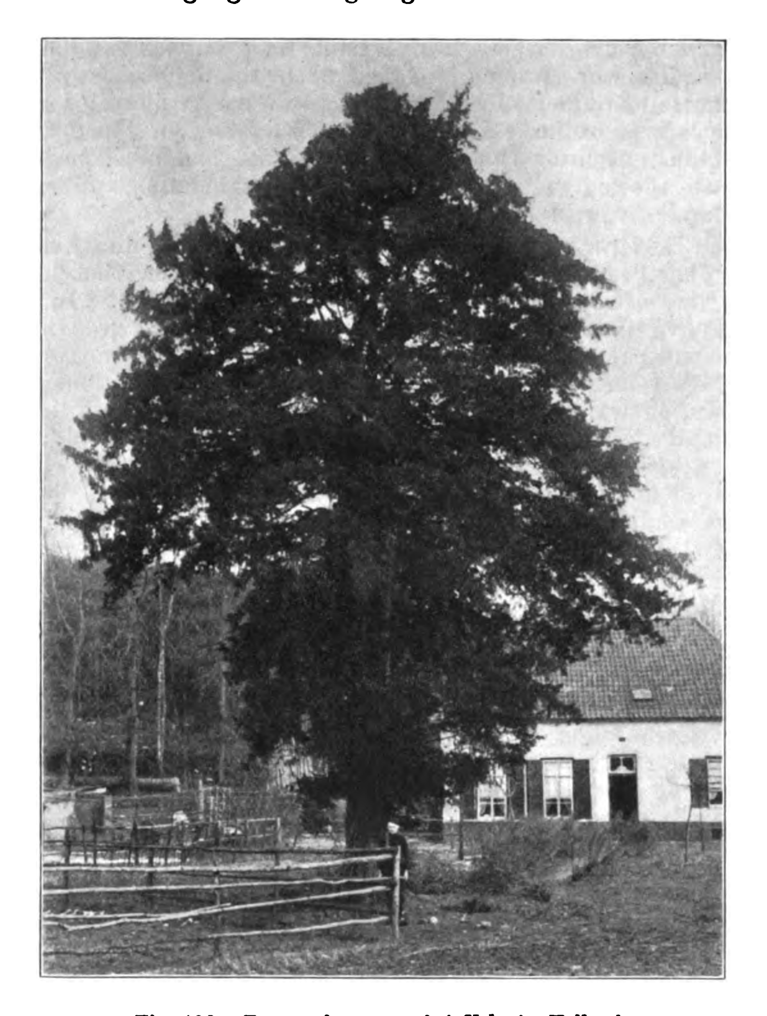


Fig. 106. Taxus baccata bei Velp in Holland.

Die Hauptart kommt in Mitteleuropa, in Nordeuropa, im atlantischen Europa, im Mittelmeergebiet, in Algerien, Kleinasien und Nordpersien vor. An vielen Stellen, wo sie früher häufig war, ist sie ganz ausgestorben, z. B. gänzlich auf den Azoren und zum größten Teile in Irland, wo jedoch viele Ortsnamen an Stellen, wo jetzt keine Eibe mehr zu sehen ist, vom irischen Worte für *Taxus* herrühren. In verschiedenen anderen Teilen der Welt kommen Subspecies der Eibe vor, so z. B. *T. baccata* subsp. *Wallichiana* in Britisch-Indien,

Sumatra, Celebes und auf den Philippinen. Die Subspecies *cuspidata* wächst in Japan und China in 2 Varietäten, während die Unterart *brevifolia* im pazifischen Nordamerika, die Subspecies *canadensis* im atlantischen Nordamerika und die Kleinart *floridana* im westlichen Florida heimisch ist; schließlich treffen wir noch in Mexiko die Subspecies *globosa* an.

Taxus baccata ist also eine paläarktische Pflanze, welche sich von dort nach Westen und Süden verbreitet hat.

Nicht allein in der Natur aber, sondern auch in der Kultur sind viele vom Typus abweichende Formen entstanden, so z. B. die sogenannte *Taxus hibernica*, eine fastigiate Form, welche jedoch an fast jedem



Fig. 107. Taxus baccata, fruchtender Zweig. Nach KARSTEN. 1/2 natürl. Größe.

Exemplar auf den Typus zurückschlagende Zweige zeigt, weiter mehr oder weniger Trauerformen, z. B. *T. baccata Dovastoni*, sowie bunte und meergrüne (var. *glauca*) Formen, ja sogar eine Varietät mit gelbem Arillus.

Gehen wir zur Betrachtung der Fruktifikation über und fangen wir mit den

weiblichen Blütenzweigen

an. Sie werden dem bloßen Auge etwa Ende Februar deutlich sichtbar (Fig. 108 A), zwar weichen sie in der Form nur wenig von vegetativen Laubknospen ab, verraten sich aber durch ihre gelbliche Farbe.

Der weibliche Blütenzweig tritt aus der Achsel eines vorjährigen Laubblattes hervor (Fig. 108 B) und wurde selbst schon im Anfang des vorhergegangenen Sommers angelegt. Dieser von STRASBURGER Primansproß genannte Blütenzweig wird aus einer kurzen Achse gebildet, welche zunächst zwei zum Laubblatte, in dessen Achsel er steht, quergestellte Vorblätter und dann mehrere nach der Spirale $^2/_5$ gestellte Schuppen trägt. In der Achsel der 7. (bisweilen auch erst der 13.) Schuppe steht das sogenannte Sekundansprößchen (Fig. 108 C) STRASBURGERS, das also ein Seitenzweigchen des Blütenzweiges bildet, während in der Achsel der 8. Schuppe ein Vegetationspunkt vorhanden ist. Das Sekundansprößchen ist fertil, der soeben genannte Vegetationskegel steril, und letzterer wurde früher von STRASBURGER u. a. als die Spitze des Blütenzweiges angesehen.

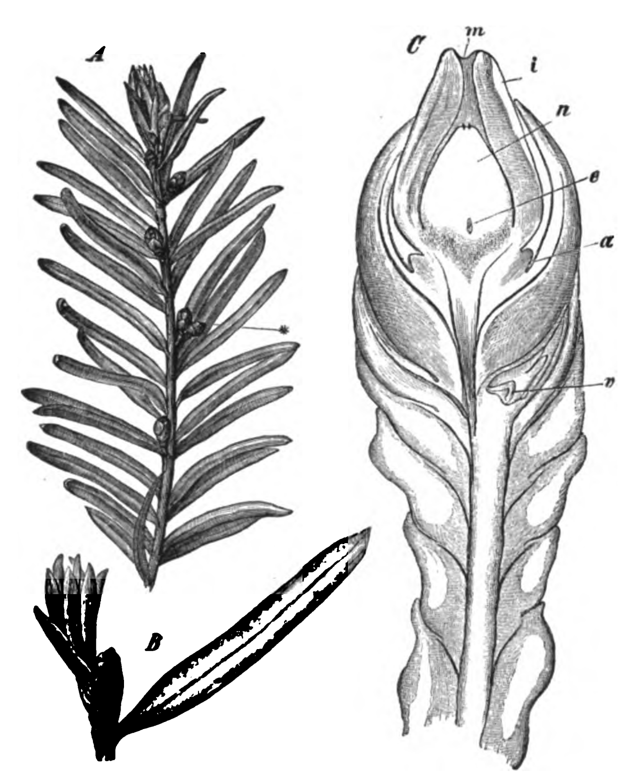
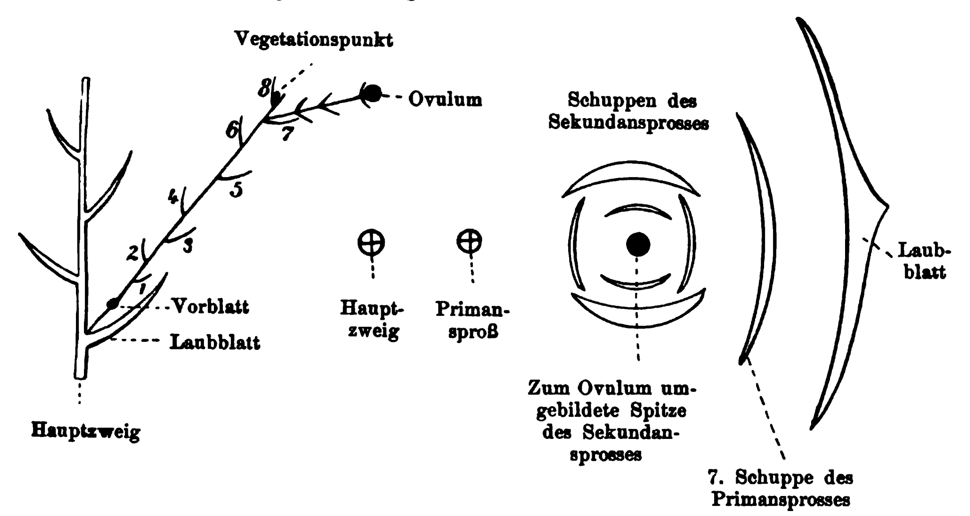


Fig. 108. Taxus baccata, nach STRASBURGER. A Habitusbild eines Zweiges mit weiblichen Blüten, bei * zwei Samenanlagen an demselben Primansprößchen. Natürl. Größe. B Ein Blatt mit achselständiger Samenanlage. Vergr. 2 mal. C Längsschnitt durch die gemeinsame Mediane des Priman- und Sekundansprößchens. v Vegetationskegel, a Arillusanlage, e Embryosackanlage, n Nucellus, i Integument, m Mikropyle.

SCHUMANN zeigte aber, daß dieser Vegetationskegel nur ein reduziertes Sekundansprößchen ist und unter günstigen Umständen ebenfalls fertil werden kann, in welchem Falle der Blütenzweig zwei statt, wie gewöhnlich, eine Samenanlage trägt (vergl. Fig. 108 A bei *).

Das (oder eventuell jedes der beiden) Sekundansprößchen trägt 3 dekussierte Schuppenpaare, während sich dessen Spitze zum später vom Arillus teilweise umhüllten Ovulum umbildet. Der Blütenzweig von *Taxus* (der Primansproß STRASBURGERS), welcher in der Achsel eines Laubblattes steht, trägt demnach normal eine, bisweilen zwei als Sekundansprößchen bezeichnete Seitenzweige, welche ein terminales Ovulum tragen. Sind zwei solche Sekundansprößchen vorhanden, dann liegt offenbar derselbe Fall wie bei *Torreya* vor.

Folgendes Diagramm mag dies verdeutlichen:



Der Blütenzweig (Primansproß STRASBURGERS) ist demnach eine armblütige Infloreszenz, der Sekundansproß eine Blüte mit terminalem Ovulum.

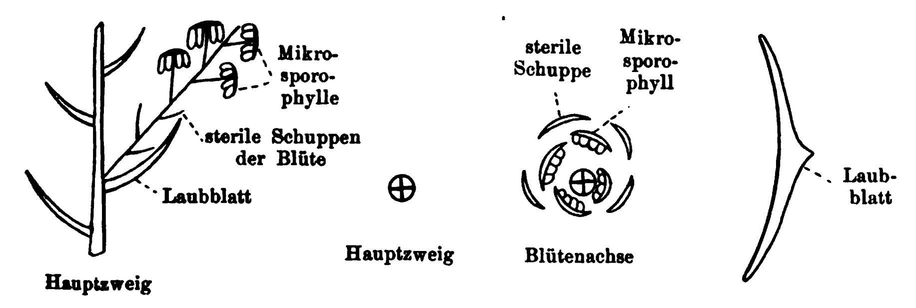
Das Eigentümliche in der Blüte von *Taxus* ist also die terminale Stellung des Ovulums, ein Makrosporophyll ist nicht nachweisbar. Daraus folgt aber nicht, daß ein solches auch früher nicht vorhanden gewesen ist. Selbstverständlich kann doch eine Blattanlage so früh fertil werden, daß sich das Blatt selbst nicht auszubilden vermag. Den direkten Beweis dafür sahen wir bei den männlichen Blüten von *Juniperus communis* (vergl. Fig. 88, 1 S. 154 und das dort Gesagte). Die Annahme, daß also bei *Taxus* das Makrosporophyll in der Bildung des Ovulums aufgebraucht worden ist, ist durchaus zulässig.

Betrachten wir nun die

männlichen Blüten.

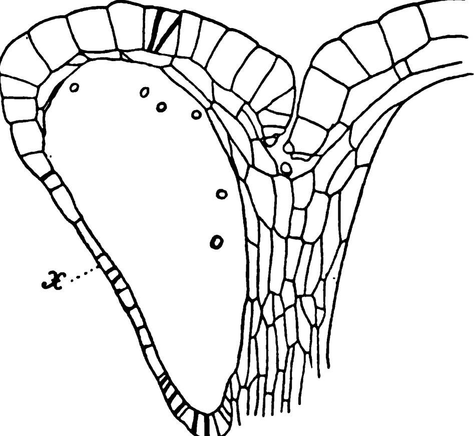
Diese stehen in der Achsel eines Laubblattes und nehmen also dieselbe Stelle wie die weiblichen Blütenzweige ein.

Dieser Blütenzweig verzweigt sich aber nicht wie der weibliche, sondern bildet seine oberen Blätter zu schildförmigen Mikrosporophyllen um, welche an der Unterseite des schildförmigen Teiles die Mikrosporangien tragen, die unteren Blätter sind steril, schuppenförmig, der Zweig in der Achsel des Laubblattes ist also eine Blüte mit folgendem Diagramm:



Die männlichen Blüten sind an den Zweigen nach unten gewendet. Die Mikrosporophylle sind schildförmig und besitzen keine sterile Spitze, keine Crista. Dies erklärt sich nach GOEBEL dadurch, daß die Sporangien hier des sonst von der Crista gebotenen Schutzes entbehren können, weil sie im Knospenzustande von speziell dazu umgebildeten Knospenschuppen geschützt sind, Knospenschuppen, welche von denen der Laubknospen in der Form abweichen.

Die Mikrosporangien sind sowohl unter sich, wie mit dem Stiele des Sporophylls verwachsen, sie öffnen sich, indem die ganze Epidermis an der Basis und an beiden Seiten sich ablöst und nach außen zurückschlägt (Fig. 110, II).



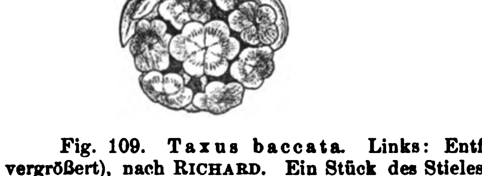
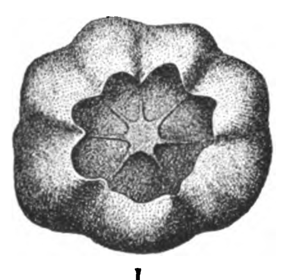


Fig. 109. Taxus baccata. Links: Entfaltete männliche Blüte (um 180° gedreht, vergrößert), nach RICHARD. Ein Stück des Stieles durch einen Längsschnitt entfernt. Häufig streckt sich die Strobilusachse oberhalb der Schuppen mehr als in dieser Zeichnung. Rechts: Teil eines Längsschnittes durch ein Staubblatt, nach GOEBEL.

Darüber sagt GOEBEL: „In Fig. 110, I ist der Anfang dieses Vorganges dargestellt. Man sieht im Zentrum den Stiel, von welchem eine Anzahl Streifen ausstrahlen; dies sind die stehengebliebenen Stücke der Scheidewände, welche die einzelnen Sporangien voneinander trennen. Die Außenwand der Sporangien aber weicht (unter Schrumpfung resp. Schrumpfelung) in gemeinsamer Bewegung nach außen zurück, ähnlich — um ein freilich in verschiedener Beziehung nicht streng zutreffendes Bild



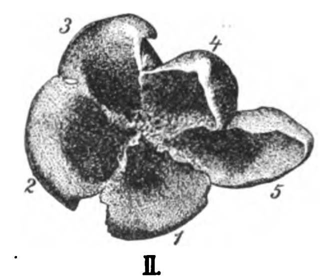


Fig. 110. Taxus baccata, nach GOEBEL. Staubblätter von unten. I. im Beginn der Schirmbewegung, II. nach Ausführung derselben. Die Pollensäcke 1, 2, 3 sind konkav nach außen (in der Figur unten) zurückgeschlagen, 4 und 5 nur aufgerichtet.

zu gebrauchen — aufgespannt wie das Dach eines aufgespannten Regenschirmes; schließlich kommt ... der Zustand zustande, bei welchem die zurückgeschlagenen Sporangienwände ... radförmig abstehen“ (Fig. 109 links, Fig. 110, II). Da die Sporophyllschilder tangential zur Oberfläche der ♂ Blüte stehen, so ist es klar, daß der Pollen jetzt leicht herausfallen kann, mit Ausnahme des an der Spitze der Blüte stehenden, wo aber der Wind bald alles ausstreut.

Betrachten wir jetzt die

Entwickelung des Makrosporangiums

an der Hand von L. JAEGER, Beiträge zur Kenntnis der Endospermbildung und zur Embryologie von Taxus baccata L., Flora, 1902, p. 241 ff.

Anfang August erscheint der Sekundansproß, an dem bereits im Sommer angelegten Primansproß.

Die 3 dekussierten Blattpaare werden schnell angelegt, dann tritt eine Ruheperiode ein, und erst Ende Februar des nächsten Jahres hat sich die Spitze des Sekundansprosses zum Nucellus vergrößert. Bald fängt die Bildung des Integumentes an (Fig. 111, 1)

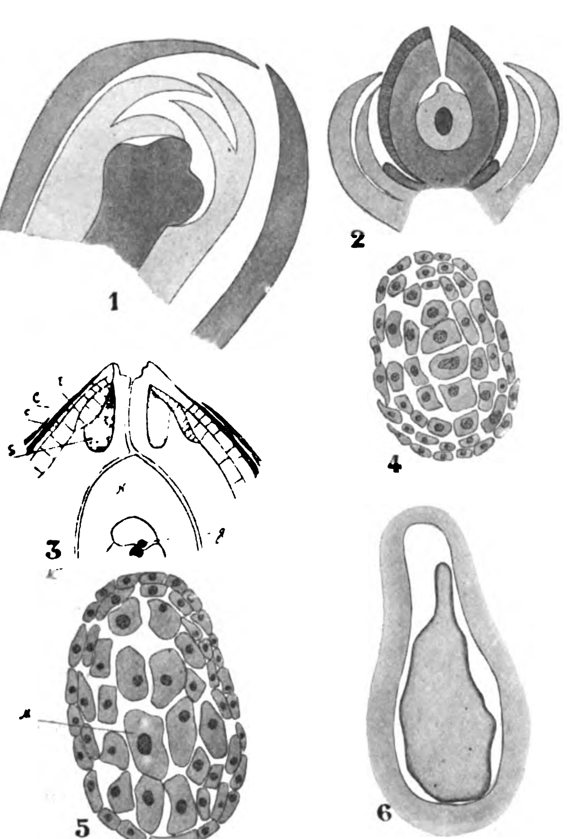


Fig. 111. Taxus baccata, nach JAEGER. 1 Schematischer Längsschnitt durch eine weibliche Knospe, das Integument erhebt sich zu beiden Seiten des Nucellus. 2 Längsschnitt durch einen Samen, das Integument in zwei Schichten differenziert, an der Basis desselben der Anfang des Arillus, im Nucellus das Prothallium. 3 Längsschnitt durch die Spitze des Samens. s gelbe, kutikularisierte Schicht rings um die Mikropyle, c Cuticula, e Epidermis, i der innere Teil des Integumentes, n Nucellus, g generative Zelle vor dem Archegon, m Makrospore mit Prothallus und Archegon. 4 Archespor, in der Mitte die 4 Zellen, welche aus der Teilung einer Makrosporenzelle entstanden sind. 5 Aelteres Stadium, zwei Makrosporenmutterzellen sind in je 3 oder 4 Tochterzellen zerfallen; M die Makrospore, welche sich weiter entwickeln wird. 6 Heranwachsender Embryosack, von Nucellusgewebe umgeben.

und wächst bis Anfang März hinauf, dann fängt es an in die Dicke zu wachsen und bildet um die Mikropyle herum eine kutikularisierte Schicht (Fig. 111, 3 s), welche das Zusammendrücken der Mikropyle verhindert. Schließlich verholzt der äußere Teil des Integumentes (Fig. 111, 2) und bildet die äußere harte Samenschicht. Diese Verholzung fängt immer erst nach der Befruchtung, Anfang Juni an. Außerhalb dieser verholzenden Schicht finden sich noch die in Fig. 111, 3 als F, E und C bezeichneten Schichten. Die großen kubischen Zellen der Schicht F bilden einen rotbraunen Zellsaft, der Inhalt der Epidermiszellen (E) wird dunkel und körnig, die Cuticula (C) gelb, und diese drei Schichten bilden zusammen eine dünne braune Haut, welche sehr klebrig ist und sich leicht von der Samenhaut ablösen läßt. Schon vorher ist der Arillus zunächst als ein

parenchymatischer grüner Ringwall an der Basis des Integumentes entstanden, er wird erst gegen September rot und fleischig.

Die Bildung der Mikrospore.

Im homogenen Gewebe des Nucellus treten die Makrosporenmutterzellen erst deutlich nach der Bestäubung, so etwa Mitte März, auf, ja es kann vorkommen, daß der Pollenschlauch schon eingedrungen ist, bevor sie kenntlich sind. Anfang oder Mitte April bilden sich die Makrosporen (Fig. 111, 4, 5), von denen sich meistens nur eine unter Verdrängung des umgebenden Gewebes weiterentwickelt und mit zugespitztem Ende (Fig. 111, 6) der Mikropyle entgegenwächst.

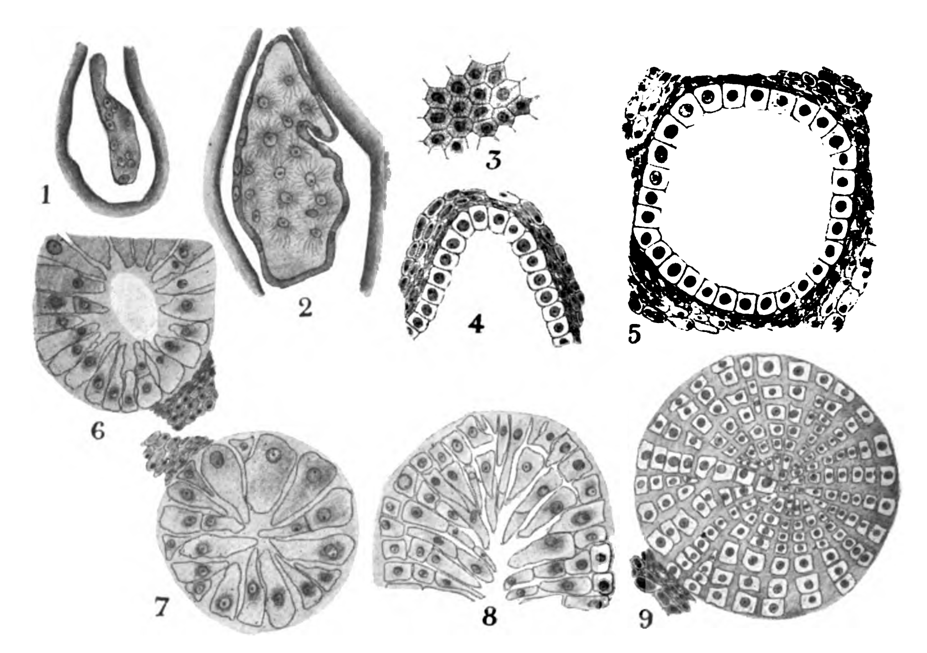


Fig. 112. Prothalliumbildung in der Makrospore von Taxus baccata, nach JAEGER. Erklärung im Text.

Die Mikrosporen

entstehen in der gewöhnlichen Weise in den Mikrosporangien und, da *Taxus* diöcisch ist, auf anderen Individuen als die Makrosporen. Sie sind elliptisch, ihre Wand mit kleinen Höckern besetzt und haben keine Flugblasen wie die von *Podocarpus* oder *Pinus*. Kurz vor der Anthese wird an einem Ende eine kleine Zelle abgeschnitten.

Die Entwickelung der ♀ x-Generation.

Bis zur Bildung von 256 Kernen werden in der Makrospore keine Wände gebildet (Fig. 112, 1, 2). Die Prothalliumbildung findet in der üblichen Weise mittels Alveolenbildung statt (Fig. 112, 4—6). Die nach innen wachsenden Alveolen werden dann durch Querwände geteilt (Fig. 112, 7—9), und zwar sind die Teilungsprodukte zunächst einkernig.

Später differenziert sich ein zentraler Strang kleinzelligen Gewebes im Prothallium (Fig. 113, 1, 2), vielleicht unter dem Reiz des inzwischen

gebildeten Embryos. Während die Prothalliumzellen anfänglich alle einkernig sind, findet etwa Anfang Juli, wenn die Embryobildung eingetreten ist, Vermehrung dieser Kerne statt, so daß Ende Juli in jeder Endospermzelle etwa 16 Kerne vorhanden sind. Hingegen enthalten die Zellen des Zentralstranges je nur 1, 3, 4 oder 5 Kerne. Schließlich degenerieren die Kerne in den Endospermzellen und ordnen sich in 3 oder 4 Häufchen, welche schließlich sogar zu einem großen Kernfleck verschmelzen können, an.

Die Bildung der Archegone.

Die Archegone werden schon angelegt, wenn das Endosperm noch ziemlich klein ist, etwa Mitte Mai oder Anfang Juni. Die Bildung ist

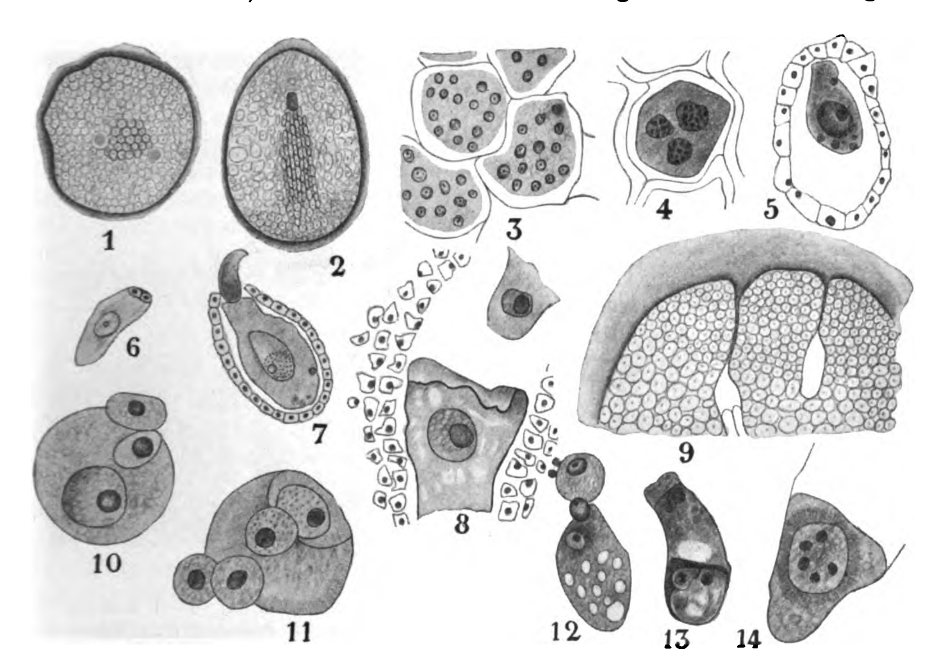


Fig. 113. Taxus baccata, nach Jaeger. 1 Querschnitt durch das Endosperm, in der Mitte das kleinzellige Gewebe, links und rechts davon je ein Archegon. 2 Längsschnitt eines solchen Endosperms, oberhalb des zentralen kleinzelligen Gewebes ein Embryo mit Suspensor. 3 Mehrkernige Endospermzellen, 4 zu drei Haufen verschmolzene Kerne einer Endospermzelle. 5 Archegon mit Hüllschicht. 6 Archegon mit Halszellen. 7 Archegon mit Pollenschlauch. 8 Idem, im Pollenschlauch ein generativer Kern. 9 Endosperm mit zwei Archegonhöhlungen. 10 Körperzelle, Schlauch- und Stielkern. 11 Die Körperzelle hat sich in 2 ungleich große Zellen geteilt. 12 In das Ei eindringender Spermakern, oben der Rest der Körperzelle und der Schlauch- und Stielkern. 13 Spermakern und Eikern verschmelzend. 14 Zygotenkern.

normal, die Zahl der Halszellen beträgt 4, in einer Schicht angeordnet. Die Archegonien liegen normal 2—3 Zellschichten von der Oberfläche des Prothalliums entfernt, ausnahmsweise kann auch sehr tief im Prothallium ein Archegon sich bilden. Ueber Bildung eines Bauchkanalkernes resp. einer solchen Zelle sagt Jaeger nichts. Die Zahl der Archegonien beträgt meistens 5—8, Jaeger fand ausnahmsweise 9 oder 10, ja sogar 11. Ihre Anordnung im oberen Teile des Prothalliums ist sehr verschieden, mehrere können zu einer Gruppe vereint sein, oder sie

liegen in einer Reihe oder stehen im Kreis. Um die Archegonien herum wächst das Endosperm oft lappenartig nach oben.

Die Bestäubung

findet mittels des Windes Anfang oder Mitte März statt. Zu jener Zeit scheidet die Mikropyle einen Flüssigkeitstropfen aus, der den Pollen auffängt und ihn gegen Abend in die Mikropyle hineinsaugt. Die noch ungeteilten Pollenkörner liegen dann auf der Spitze des Nucellus. Eine Pollenkammer wird nicht gebildet. Die Bildung der Körperzelle scheint normal zu sein, und diese scheint sich in 2 ungleich große Spermazellen zu teilen, jedoch sind JAEGERS Figuren nicht ganz überzeugend. Die

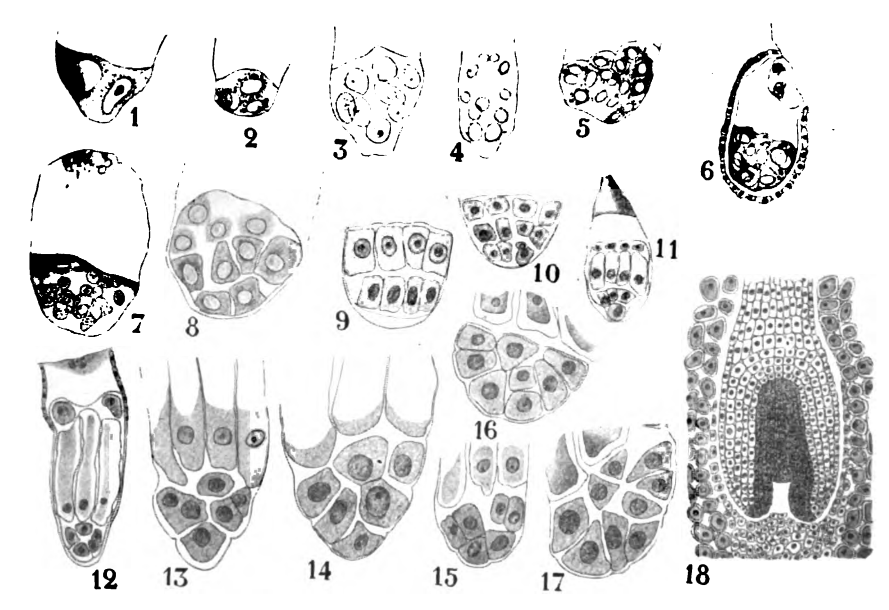


Fig. 114. Embryobildung bei Taxus baccata, nach JAEGER. 1—3 Teilung des Zygotenkernes in 8 freie Kerne. 4 Elf freie Kerne sichtbar. 5 Sechzehn freie Kerne vorhanden. 6 Aehnliches Stadium. 7 Unten Bildung bewandeter Zellen. 8 Die Zellen sämtlich fertig. 9 Anordnung der Zellen des Proembryos in zwei Etagen. 10 Dreietagenstadium. 11 Streckung der Zellen der mittleren Etage. 12 Weitere Streckung derselben. 13—17 Weitere Entwickelung des Embryos. 18 Reifer Embryo.

größere der beiden Zellen verschmilzt dann mit dem Eikern. Nach der Befruchtung degenerieren die ebenfalls in das Archegon eingetretene zweite Spermazelle und die beiden freien Kerne. Beim Vordringen in den Nucellus zerstört der Pollenschlauch viele Zellen, welche er wohl als Nahrung verwertet, und bildet schließlich oberhalb des Endosperms, die Bildung der Archegonien abwartend, eine ziemlich große Höhlung. Nach dieser Ruheperiode wächst er weiter und dringt in das Archegon ein.

Die Bildung der 2x-Generation.

Wenn auch mehrere Archegonien befruchtet werden können, und dann auch mehrere Embryonen entstehen, entwickelt sich doch schließlich nur einer bis zur Reife.

Im Proembryo werden zunächst 16 oder gar bis 32, also recht viele etwas an *Cycas* erinnernd) freie Kerne gebildet, dann tritt Wandbildung ein, und es erfolgt die Embryobildung, wie die Abbildungen der Fig. 114 zeigen, in der für *Coniferen* üblichen Weise. Der dikotyle Embryo saugt das Endosperm ganz auf.

Nach HILL und DE FRAINE (Ann. of Bot., XX, 1906, p. 471) hat jeder Kotyledon ein einziges kollaterales Bündel, das bisweilen schwach mesarch ist. Ein Querschnitt der Achse in der Höhe der Insertion der Kotyledonen zeigt 6 Plumularbündel in zwei Gruppen angeordnet. Jedes Kotyledonarbündel hat beim Eintritt in das Hypokotyl einen >-förmigen Xylemteil, mit dem Protoxylem an der nach außen gewendeten Spitze dieser Figur. Jedes Kotyledonarbündel verläuft schief nach unten und spaltet das Phloem während dieses Verlaufes in zwei Teile. Da nun das Metaxylem schneller fortschreitet als das Protoxylem, ist letzteres zeitweilig ganz mesarch. Die Phloemteile des Kotyledonarbündels fusionieren mit dem entsprechenden Gewebe des nächstliegenden Plumularbündels — die 3 Stränge einer jeden Gruppe sind unter sich verschmolzen — und zugleich bewegt sich das Metaxylem derselben Bündel nach dem Xylem der Epikotyledonarbündel zu; infolgedessen werden die Protoxyleme der Kotyledonen in mehr exarcher Stellung gelassen und sind schließlich ganz exponiert. Die Gewebe der Gefäßbündel schließen sich und werden mehr kompakt, und so entsteht eine typisch diarche Wurzel. Es ist nicht möglich, irgendeine Rotation des Protoxylems zu beobachten, dieses liegt schließlich exarch, infolge der Platzänderung des Metaxylems.

Bisweilen bildet *Taxus* 3 Kotyledonen, die bei *Coniferen* übliche Polykotylie ist nach HILL und DE FRAINE durch Spaltung entstanden.

Nach LUBBOCK (Seedlings, II, p. 552, fig. 667) hat eine Keimpflanze von *Taxus* folgende Gestalt: Die primäre Wurzel hat nur wenig Nebenwurzeln; das Hypokotyl steht aufrecht, verholzt bald und ist 2,8—3,9 cm lang; die Kotyledonen sind linealisch, stumpf, 1,7 cm lang, 2 mm breit; das erste Glied des Stammes ist 2 mm, das zweite 3 mm, das dritte 1,5 mm, das vierte 5 mm lang; die Blätter sind am Sämling gegenständig, das erste Paar ist 1,7 mm lang.

Betrachten wir jetzt das letzte Genus der *Taxaceae*:

Cephalotaxus.

Von diesem Genus sind 6 Arten, alle Bewohner des östlichen Asiens, bekannt, welche in folgender Weise nach PILGER bestimmt werden können:

A. Folia basin versus angustata.
  a) Folia breviter acutata, acuta . . . . *C. drupacea*
  b) Folia superne sensim angustata.
    α) Folia subtus albida, ad 8 cm et ultra longa, ad 4 mm lata; flores feminei in axillis squamorum siti . . . . *C. Fortunei*
    β) Folia subtus viridia, 3—4 cm longa, 2—3 mm lata; flores feminei ad ramusculos brevissimos in axillis foliorum siti . . . . . . *C. Mannii*

B. Folia basi rotundato-truncata vel truncata.
  a) Folia crassisima, rigida, breviter pungenti-acutata, 2—2,5 cm longa, medianus supra vix prominulus . . . . *C. Oliveri*
  b) Folia minus rigida, apice subito-acutata, medianus supra bene distinctus . . . . *C. Griffithii*
Species incertae sedis . . . . *C. argotaenia*

Von diesen bewohnt *C. drupacea* China und Japan und ist im letzteren Lande verbreitet im subtropischen bis zum gemäßigten Gebiet in Bergwäldern von 700—1000 m Höhe; *C. Fortunei* China und Burmah; *C. Mannii* die Khasia-Berge Britisch-Indiens; *C. Oliveri* Zentral-China;

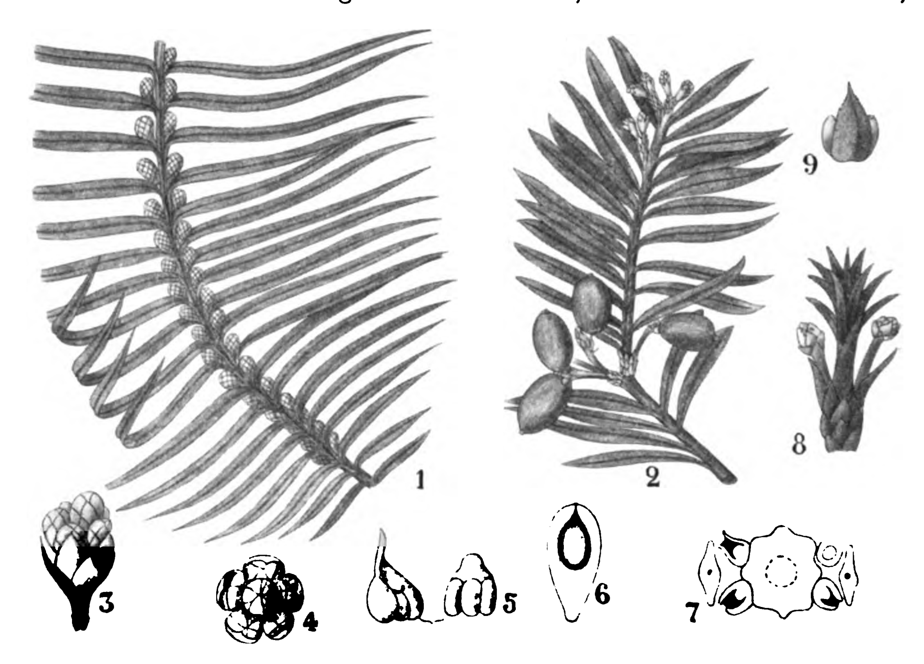


Fig. 115. **Cephalotaxus pedunculata** S. u. Z. **C. Fortunei** HOOKER. 1 nach HOOKER, alle anderen nach EICHLER. 1 ♂ Zweig. 2 ♀ Zweig. 3 ♂ Blütenköpfchen aufrecht; 4 von oben. 5 Sporophylle. 6 Samen im Längsschnitt (Keim nicht entwickelt). 7 Querschnitt durch die weibliche Infloreszenz. 8 ♀ Blütenzweig; der Zweig, welcher die zwei Infloreszenzen trägt, an seiner Spitze weiterwachsend.

C. Griffithii Assam in Britisch-Indien, und *C. argotaenia*, von welcher es aber, weil weibliche Blüten fehlen, noch zweifelhaft ist, ob sie dieser Gattung angehört, China. Jedoch faßt BEISSNER die Varietät *Harringtonia* der *Cephalotaxus drupacea* als eigene Art unter dem Namen *C. pedunculata* S. u. Z. auf; von *Cephalotaxus* werden in Europa außer dieser *C. pedunculata* nur *C. drupacea* und *C. Fortunei* kultiviert.

Das Genus wird von BEISSNER in folgender Weise charakterisiert: Blüten zweihäusig, ausnahmsweise einhäusig, männliche mehrere (6—9) in achselständigen, kugeligen Köpfchen (Fig. 115, 1, 3), in schuppenförmige, dachziegelige Brakteen eingehüllt, gedrängt, jede einzelne unter einer schuppenförmigen Braktee. Staubfädensäule kurz, fast sitzend; Antheren wenige (4 bis mehr), kurz gestielt; Fächer 2—4, rings um die

Spitze des Stieles zurückgeschlagen, innen fast abwärts aufspringend, durch das Mittelband über die Fächer hinaus in ein kurzes, aufwärts eingekrümmtes Anhängselchen verlängert (Fig. 115, 5). Weibliche Kätzchen eiförmig, an den Spitzen der Zweige öfter zu 3, die einzelnen zwischen schuppenförmigen, dachziegeligen Brakteen sitzend oder kurz gestielt. Blütentragende Schuppen mehrere, spiralig gedrängt, lanzettlich oder dreieckig, etwas fleischig verdickt, auf dem Rücken konvex, gekielt. Samenschuppe mit der Braktee eng verwachsen, innen oft mit einer etwas hervorragenden Mittelrippe versehen, nach der Blüte öfter unverändert. Eichen unter jeder Schuppe zwei, aufrecht, oben auseinanderstehend, krugförmig, fleischig, eirund, linsenförmig, zusammengedrückt, meist eines fehlschlagend. Samen groß, steinfruchtartig (Fig. 115, 2), aus

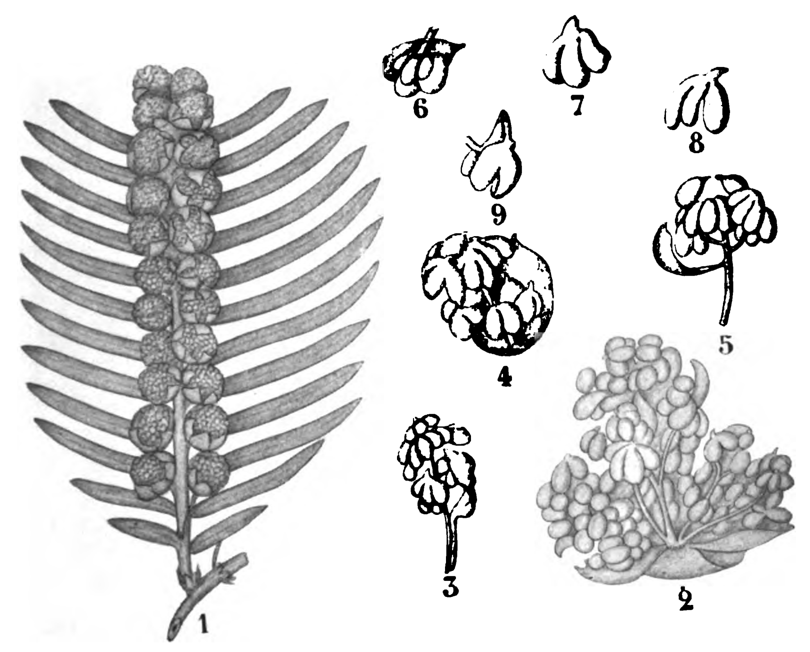


Fig. 116. Cephalotaxus, nach PILGER. 1 ♂ Zweig. 2 ♂ Infloreszenz. 3—5 ♂ Blüten. 6—9 Mikrosporophylle.

den verwelkten Schuppen gänzlich hervorstehend, eiförmig oder länglich. Schale steinfruchtartig, außen fleischig, innen hart. Eiweiß fleischig. Kotyledonen zwei.

Die männlichen Blüten

sind bei *Cephalotaxus* zu einer kleinen Infloreszenz vereinigt. Ihre Beschreibung folgt hier wörtlich nach PILGER:

„Die kleinen, bis 1 cm langen Blütenstände dieser Gattung sind an bestimmten Zweigen außerordentlich zahlreich, fast in jeder Blattachsel einzeln entwickelt. Sie sind an der Basis von einer Schuppenhülle umgeben (Fig. 116, 1, 2), die die Infloreszenz im Knospenstadium wie eine Einzelblüte einschließt. Das ca. 3—4 mm lange, dünne Stielchen der Infloreszenz ist mit kleinen, imbrikaten Schuppen dicht besetzt. An der Spitze des Stielchens werden die Schuppen plötzlich bedeutend

größer; sie sind breit, kurz-spitz oder stumpflich, 3—4 mm lang. Die oberen dieser Schuppen bilden Brakteen für die Einzelblüten, welche in ihren Achseln dicht zusammengedrängt stehen (Fig. 116, 2); diese Blüten sind kurz gestielt und besitzen eine gestreckte Achse, an der 7—14 Staubblätter unregelmäßig zerstreut stehen. Ueber diese unteren zusammengedrängten Blüten hinaus verlängert sich die zarte Achse des Blütenstandes, trägt seitlich 2—3 in den Achseln von Brakteen stehende Blüten und schließt mit einer Endblüte ab. Die oberen Blüten stehen an der Achse ziemlich entfernt voneinander und sind beträchtlich länger zart gestielt als die Basalblüten; die Braktee, in deren Achsel sie stehen, wächst an dem Stiele bis zur Basis der Blüte hinauf, die

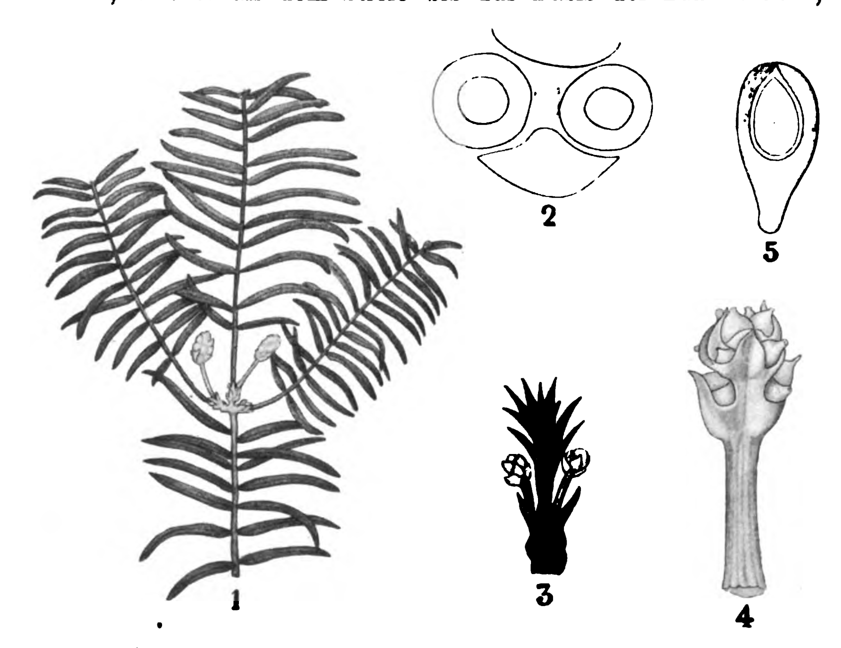


Fig. 117. Cephalotaxus, weiblich, nach PILGER, mit Ausnahme der Fig. 2 nach GOEBEL. 1 Weiblicher Ast, an welchem die Blütenzweige an ihren Spitzen zu Laubzweigen ausgewachsen sind. 2 Querschnitt durch zwei Ovula und der Braktee, zwischen beiden Ovulis ein Höcker. 3 Weiblicher Blütenzweig, dessen Spitze sich zu einem Laubzweig zu entwickeln anfängt. 4 ♀ Infloreszenz. 5 Samen im Längsschnitt.

Anwachsungsstelle ist als feiner Hautstreifen an dem Stiele zu verfolgen (Fig. 116, 3). Die Brakteen sind kleiner und schmaler als die der Basalblüten, häufig und am Rande unregelmäßig zerschlitzt. Die Staubblätter dieser Blüten sind weniger zahlreich und kopfig gedrängt. Die oberste Seitenblüte ist selten weiter von der Terminalblüte entfernt, gewöhnlich ist sie dicht an diese herangerückt und besteht nur aus 1—4 in den Achseln einer kleinen Braktee an kurzem Stiele stehenden Antheren; manchmal schlägt diese Blüte auch völlig fehl, so daß ein leeres Schuppenblatt unter der Terminalblüte steht (Fig. 116, 5). Der Blütenstand hat also eine Achse, deren untere Glieder ganz gestaucht sind, so daß die unteren Blüten fast wirtelig gedrängt sind; die oberen Glieder sind an der zarten Achse etwas verlängert, und der Blütenstand schließt mit einer endständigen Blüte ab. Die Zahl der Blüten ist ca. 8—10 in einer

Infloreszenz. Die Staubblätter der Blüte besitzen ein dünnes Filament, das sich in eine meist kurze Endschuppe verbreitert; gewöhnlich sind 3 Pollensäcke vorhanden, die nur an der Basis zusammenhängen, sonst frei herabhängen. Sie springen an der Innenseite mit einem Längsriß von oben bis unten auf, der sich zu einem Spalt von beträchtlicher Breite erweitert (Fig. 116, 6—9). Der Blütenstand erscheint im ganzen um die Endblüte wirtelig orientiert, die Antheren ohne erkennbare Anordnung durcheinander gewirrt."

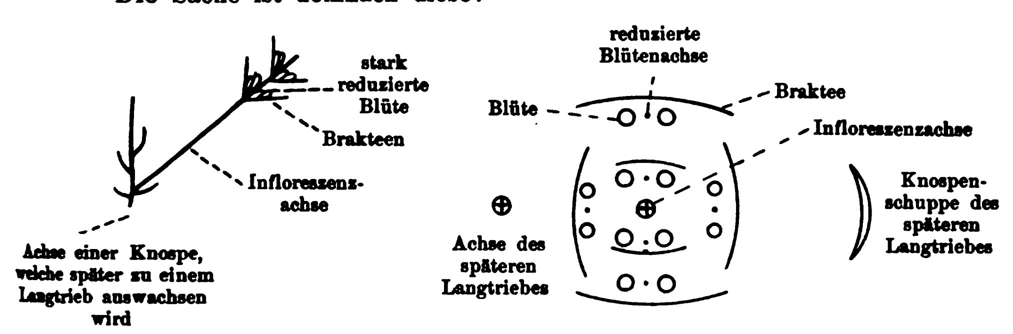
Während also *Cephalotaxus* seine männlichen Blüten in Infloreszenzen hat, stehen dieselben, wie wir sahen, bei *Torreya* und *Taxus* einzeln.

Die weiblichen Blüten

stehen aber wieder in etwas von *Torreya* und *Taxus* abweichenden, stark reduzierten, sich den *Abietineen* nähernden Infloreszenzen (Fig. 117, 4).

Diese Infloreszenzen stehen zu 1—3 in den Achseln von Niederblättern junger, nach der Blütezeit auswachsender Triebe (Fig. 117, 1, 3), sie sind gestielt, und ihr dicker Stiel ist mit Riefen versehen (Fig. 117, 2, 4), die Brakteen, welche zusammen einen kurzen Zapfen bilden, laufen deutlich am Stiel herunter. Die Brakteen stehen im Zapfen in einigen gekreuzten Paaren und sind dick-fleischig, mit breiter Basis der dicken, fleischigen Achse ansitzend. Ueber das obere Brakteenpaar setzt sich die Achse fort als fleischige Masse mit unregelmäßig gewundenen Einschnitten. In der Achsel einer jeden Braktee befinden sich zwei Samenanlagen (Fig. 117, 2), je in eine Höhlung der Achse eingesenkt, zwischen beiden befindet sich ein fleischiger Wulst, die sehr stark reduzierte Blütenachse.

Die Sache ist demnach diese:



Cephalotaxus läßt sich also in der S. 5 angegebenen Weise von den *Cordaitales* ableiten. Wenn man aber andererseits annimmt, daß die hier stark reduzierte Blütenachse (der Höcker zwischen den Ovulis der Fig. 117, 2) sich zu einer, die Bestäubung erleichternden Samenschuppe entwickelt, vermittelt sie den Anschluß an die *Taxodineen* und *Abietineen*, wodurch also die infloreszentialen *Coniferen* als eine monophyletische Gruppe dem großen Stamm der *Filicineen* angeschlossen werden können.

Die x-Generation ist bis jetzt nur von

Cephalotaxus drupacea

bekannt, einer Pflanze, welche in Japan in einer Höhe von 500—1000 m heimisch ist, wo sie zusammen mit *Taxus baccata cuspidata* und *Torreya*

nucifera häufiger strauch- als baumartig in Laubwäldern eingesprengt, im Kamagona-Gebirge, unter anderen auf der Insel Tsusima bei Nagasaki, auf Hondo, Eso, bei Yokoska und Kunagavra vorkommt; sie wurde im Jahre 1829 von SIEBOLD in den botanischen Garten in Leiden eingeführt.

Es ist ein Baum von 5—10 m Höhe, welcher in unseren Kulturen meist nur einen dichtverzweigten Strauch bildet. Die Steinfrüchte sind meist einzeln, hängend, eirund, stumpf, braunrot, 22—30 mm lang, 14—18 mm breit.

Im Jahre 1907 schrieb LAWSON: „The gametophytes, fertilization and embryo of Cephalotaxus drupacea" in Annals of Botany, Vol. XXI,

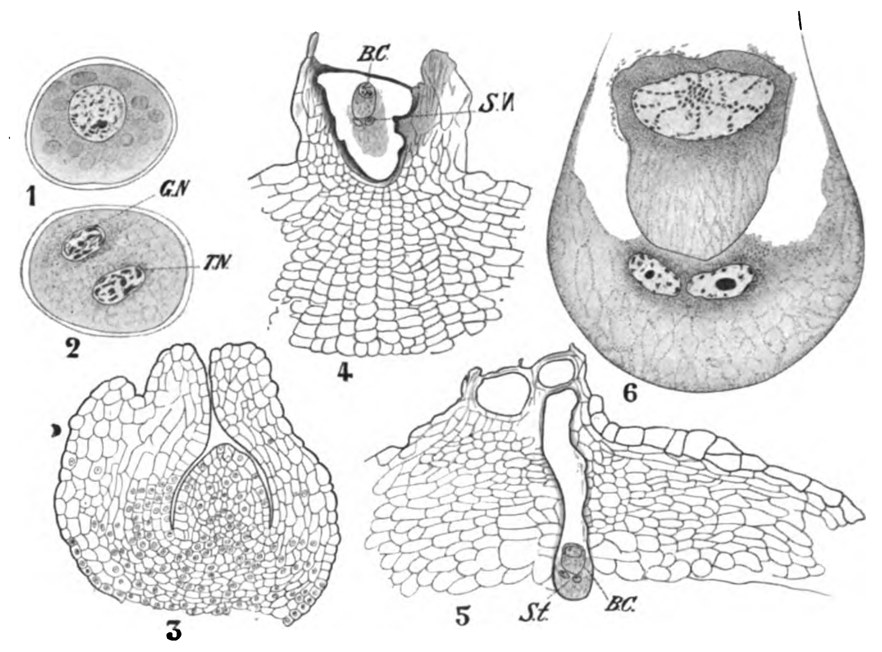


Fig. 118. Cephalotaxus drupacea, nach LAWSON. 1 Mikrospore einige Zeit vor der Ausstreuung mit Kern und Stärkekörner. 2 Mikrospore gerade vor dem Ausstreuen. GN generativer Kern, TN Schlauchkern. 3 Längsschnitt des Ovulums zur Zeit der Bestäubung. 4 Längsschnitt durch den oberen Teil des Nucellus und der Spitze eines Pollenschlauches. BC Körperzelle. SN Stiel und Schlauchkern. 5 Ein Stadium, etwa 10 Tage später als Fig. 4. 6 Pollenschlauchspitze, in der der Kern der Körperzelle sich zur Teilung anschickt.

p. 1. Das Material entstammte drei kleinen Sträuchern aus dem Campus der Leland Stanford University, Palo Alto, Californien. Die Fixierungsmittel, welche sich am besten bewährten, waren FLEMMINGS schwache Lösung und Chromessigsäure, gefärbt wurde mit dem Dreifarbengemisch: Safranin, Gentianaviolett, Orange G.

Die ♂ x-Generation.

Sterile Prothalliumzellen werden nicht gebildet, wohl aber bei den *Abietineen*, weshalb LAWSON sagt: „To my mind the survival of these latter structures is an indication of the primitive character of the *Abietineae* as a group."

Zur Zeit der Bestäubung besteht die Mikrospore aus 2 Zellen, aus der Schlauchzelle und aus der generativen Zelle (Fig. 118, 2). Bestäubung findet spät im März statt. 3 oder 4 Pollenkörner liegen meistens auf der Spitze des Nucellus an der Basis der Mikropyle und zeigen außer Vergrößerung keine weitere Kernaktivität bis zum nächsten Frühjahr. Meistens keimen 3 oder 4 derselben. Zur Zeit des Eindringens des Pollenschlauches in den Nucellus teilt sich der generative Kern, wodurch Körperzelle und Stielkern entstehen (Fig. 118, 4). Infolgedessen enthält der Schlauch eine große Zelle und 2 freie Kerne (Fig. 118, 6). Das Wachstum des Schlauches findet verhältnismäßig schnell statt, da

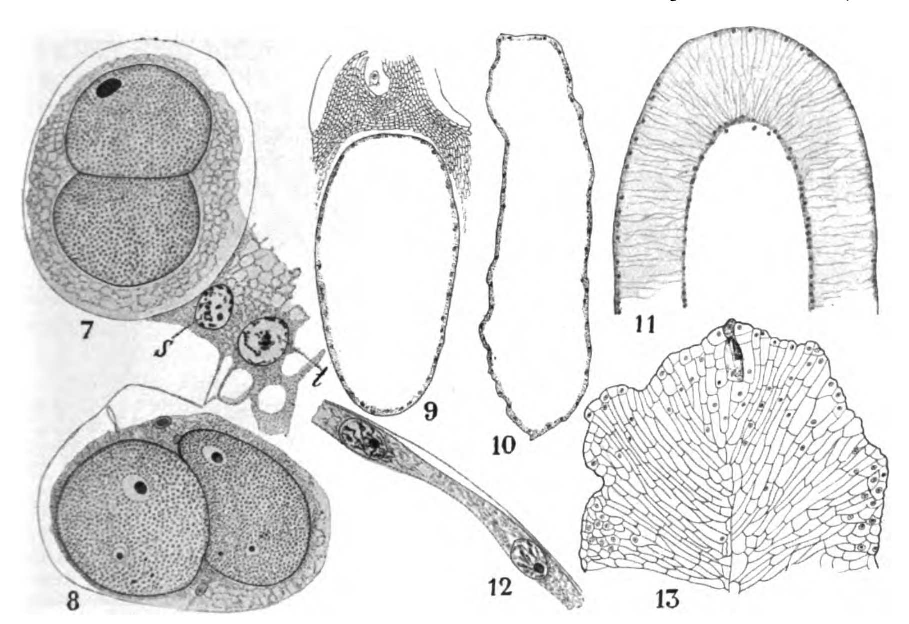


Fig. 119. Cephalotaxus drupacea, nach LAWSON. 7 Die zwei Spermakerne, aus der Teilung des Kernes der Körperzelle hervorgegangen, die Körperzelle noch intakt. S Stielkern, t Schlauchkern. 8 Zwei Spermakerne, in charakteristischer Weise gelagert. 9 Längsschnitt einer gekeimten Makrospore mit vielen freien Kernen, oben der Pollenschlauch. 10 Etwas älteres Stadium. 11 Alveolenbildung. 12 Ein Teil des Plasmaschlauches der Fig. 9, stärker vergrößert. 13 Längsschnitt des oberen Teiles eines jungen Prothalliums mit einem jungen Archegon mit einer Halszelle.

seine Spitze in etwa 10 Tagen die Archegonialkammer erreicht. Wenn dies eingetreten ist, teilt sich die Körperzelle und bildet zwei Spermakerne (Fig. 119, 7). Diese sind gleichgroß, zwischen ihnen wird keine Zellwand gebildet.

Es entstehen also nicht 2 männliche Zellen, sondern nur 2 große Kerne, welche dicht nebeneinander in der Körperzelle liegen (Fig. 119, 8).

Keine Spur eines Blepharoplasten war sichtbar, und da nicht einmal Spermazellen mehr gebildet werden, bietet die ♂ x-Generation nichts besonders Primitives dar.

Die ♀ x-Generation.

Die jüngsten Stadien der Makrosporenentwickelung wurden nicht vollständig erhalten. Wahrscheinlich teilt sich die Mutterzelle normal,

und es entwickelt sich nur eines der Teilprodukte weiter. Ein Tapetum um die Makrospore herum fehlt, und die Makrosporenwand ist sehr dünn und schwindet bald, weshalb THOMAS die *Taxaceae* für die jüngsten *Coniferen*-Gruppe hält, indem bei den die Sporen abwerfenden Ahnen der *Coniferen* die Makrosporenwand natürlich kräftig ausgebildet war. Selbstverständlich darf man aber auf e i n Merkmal kein System aufbauen. Die Endospermbildung findet nach dem üblichen SOKOLOWA-schen Typus statt, nur treten schon Querwände in den Alveolen auf, bevor diese sich im Zentrum des Embryosackes begegnet haben (Fig. 119, 9—13).

Die erste Andeutung von Archegoninitialen wurden in früh im April gesammeltem Materiale gefunden (Fig. 119, 13), also etwas mehr als

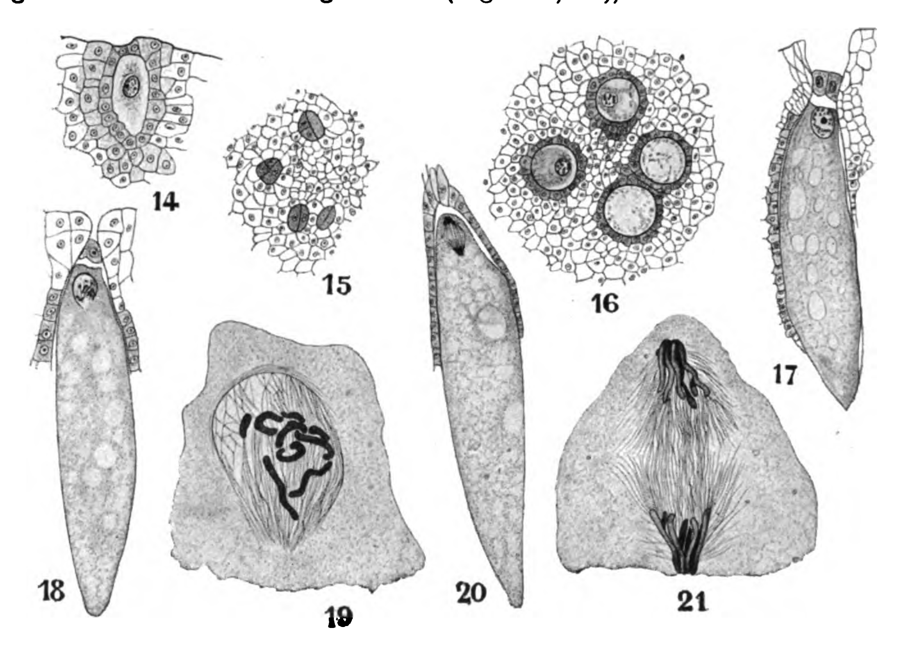


Fig. 120. Cephalotaxus drupacea, nach LAWSON. 14 Archegon mit 2 Halszellen und Mantel. 15 Querschnitt durch die Halsregion der Archegonien, zwei der 4 Archegonien zeigen 2, die anderen zwei 3 Halszellen. 16 Querschnitt durch die mittlere Region der Archegonien, ihre charakteristische Kreisform und Mäntel zeigend. 17 Archegon mit Zentralkern, sich zur Teilung anschickend. 18—21 Der Zentralkern in Teilung.

ein Jahr, nachdem die Makrospore entstanden war. Es gibt deren meistens nur 4 (Fig. 120, 15, 16), und sie entstehen offenbar an der Oberfläche, an der Spitze des Prothalliums, sobald dieses sich gebildet hat, sie liegen dicht zusammen.

Meistens bilden sich im Halse des Archegons nur 2 Zellen, oft aber auch sind 3 Halszellen vorhanden (Fig. 120, 15). Das sterile Gewebe wächst um den Hals der Archegone aufwärts, wodurch 4 deutliche Archegonkammern gebildet werden. Jedes Archegon wird von einer deutlichen Schicht von Mantelzellen umgeben (Fig. 120, 14, 16), eine Wanderung von Mantelzellenkernen in das Archegon hinein konnte nicht beobachtet werden. Ein deutlicher Bauchkanalzellkern wurde

nachgewiesen (Fig. 121, 22, 23), eine Bauchkanalzelle, wie sie bei den *Abietinieen* vorhanden ist, aber ebensowenig wie bei anderen Nicht-*Abietinieen* gefunden, nach LAWSON eine weitere Andeutung für die primitive Stellung der *Abietinieen.* Der Bauchkanalzellkern degeneriert, bevor Befruchtung stattfindet (Fig. 121, 26).

Befruchtung.

Der ganze Inhalt des Pollenschlauches wird in das Archegon mit Kraft hineingespritzt (Fig. 122, 28, 29, 30, 31), und in mehreren Fällen konnte beobachtet werden, daß die beiden männlichen Kerne im Archegon noch von der Membran der Körperzelle umgeben waren.

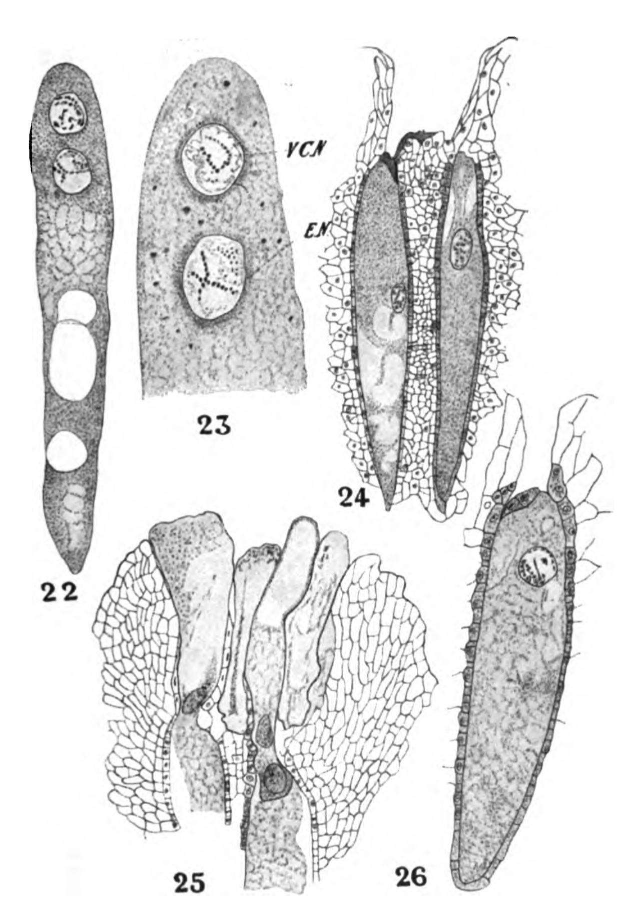


Fig. 121. Cephalotaxus drupacea, nach LAWSON. 22 Bauchkanalkern und Eikern fertig. 23 Selbige stärker vergrößert, um ihre große Aehnlichkeit sehen zu lassen. VCN Bauchkanalkern, EN Eikern. 24 Längsschnitt durch zwei reife Archegonien. 25 Zwei Pollenschläuche, je einer zu einem Archegon vordringend. 26 Archegon gerade vor der Befruchtung; mit eigentümlichen cytoplasmatischen Zentren unterhalb des Eikernes.

Die Reduktion der ♂ Gameten ist bei den *Gymnospermen*, wie schon wiederholt bemerkt, deutlich:

1. Stufe, bewegliche Spermatozoen mit Cilien: *Cycadeae, Ginkgo*
2. Stufe, 2 gleichgroße unbewegliche Spermazellen: *Cupressineae, Taxodieae*
3. Stufe, 2 unbewegliche Spermazellen, die eine aber kleiner als die andere und ohne Funktion, also reduziert: *Podocarpus, Taxus, Torreya taxifolia*
4. Stufe, ♂ Gameten nur durch Kerne repräsentiert: *Torreya californica, Cephalotaxus, Abietinieae*

Offenbar wirkt diese Reduktion auf zweierlei Weise, sozusagen auf verschiedenen Wegen; auf dem einen wird eine der männlichen Zellen unterdrückt, auf dem anderen werden die beiden Gameten zu Kernen reduziert.

Lawson schließt: „Inasmuch as the nucleus is the essential part of the gamete, the degeneration of one of the male cells must be regarded as a recent and highly specialised condition." Bedenkt man, daß eine Reduktion der Zahl der männlichen Gameten schon so früh im Stammbaum als *Albugo* (Oomycetes) auftritt, und daß die Gametenbildung bei verschiedenen Arten dieses Genus sehr verschieden ist (Bd. I, S. 151 bis 158), so möchte ich dieser Auffassung nicht unbedingt beipflichten.

Sobald die Spermnuclei bei *Cephalotaxus drupacea* aus der sie, wie wir sahen, noch im Ei umgebenden Körperzelle ausgeschlüpft sind, begibt sich einer von ihnen sofort nach dem Eikern (Fig. 122, 29). Sobald sie frei im Eiplasma liegen, werden sie vollkommen kugelig, sind gleichgroß, haben die gleiche Struktur, mit anderen Worten, es läßt sich absolut nicht sagen, welcher von beiden funktionieren wird.

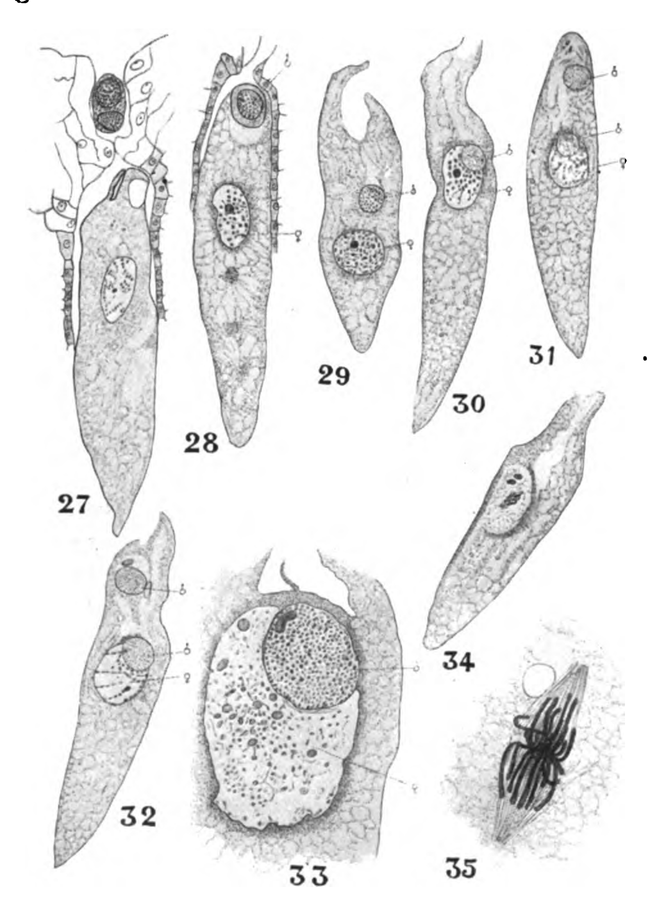


Fig. 122. Cephalotaxus drupacea, nach Lawson. 27 Die beiden Spermakerne, noch in der Körperzelle, im Begriff, in das Archegon einzutreten. 28 Ein Schnitt, einen Spermakern in das Archegon eingetreten zeigend, der andere wurde im nächsttieferen Schnitt desselben Archegons nachgewiesen. 29 Ein Spermakern, aus der Körperzelle befreit, nähert sich dem Eikern. 30 Kerne kopulierend, 31 idem, ♂ Plasma um die kopulierenden Kerne herum. 32 Etwas älteres Stadium. 33 Die kopulierenden Kerne stärker vergrößert. 34, 35 Die erste Teilung des Zygotenkernes.

Arnoldi beschreibt, daß der funktionslose männliche Kern bei *C. Fortunei* sich wiederholt teilen kann, dies wurde bei *C. drupacea* nicht beobachtet.

Der funktionierende Spermakern kommt bald in Kontakt mit dem Eikern. Wie Fig. 122, 30 und 33 zeigen, sind die Umstände denen von *Pinus* und anderen *Abietineen* ähnlich. Der ♂ Kern ist wie bei diesen viel kleiner als der weibliche im Momente der Kopulation, während bei *Sequoia* und *Cryptomeria* der ♂ Kern fast zur Größe des weiblichen anschwillt, bevor die Fusion Platz greift.

Die x-Generation zählt 10, die 2 x-Generation 20 Chromosomen.

Embryobildung.

Sofort nach der Bildung der Zygote fängt diese zu keimen an. Die Lage der ersten Spindel zeigt Fig. 122, 34. Das dichte gekörnte, mit den Spermakernen mitgekommene Cytoplasma ist bis nach der ersten Teilung zu sehen und bildet eine ununterbrochene Zone um die Spindel herum. Fig. 123, 36 zeigt die beiden Tochterkerne, welche sich sofort nach der Basis des Archegons begeben, jedoch erst eine kurze Strecke in jener Richtung zurückgelegt haben, wenn schon eine zweite Teilung eintritt. Fig. 123, 37 zeigt die 4 resultierenden Kerne.

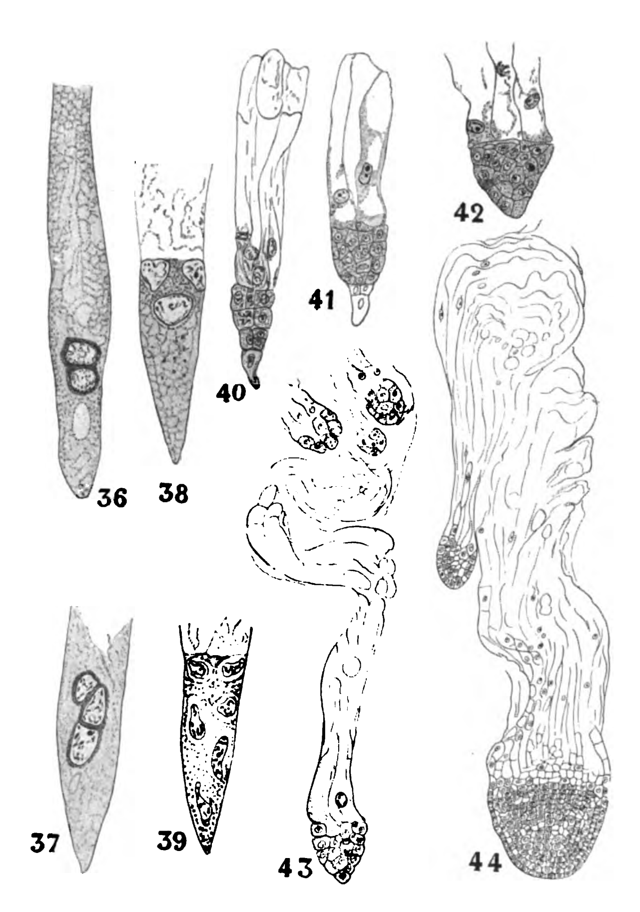


Fig. 123. Cephalotaxus drupacea, nach Lawson. 36 Die ersten zwei Kerne des Proembryos, von einer dicken Schicht Stärkekörner umgeben. 37 4-kerniges Stadium des Proembryos. 38 Dasselbe Stadium etwas später. 39 8-kerniges Stadium des Proembryos. 40 Aelterer Proembryo, die jungen Suspensoren und darunter der eigentliche Embryo mit terminaler Vordringekappe. 41 Etwas älteres Stadium. 42 Noch älter, die Vordringekappe abgeworfen. 43 Ein Embryo, die sehr stark verlängerten gewundenen Suspensoren mit oben 3 jüngeren Embryonen zeigend. 44 Ein viel älterer Embryo. Die primären Suspensoren nicht mehr sichtbar, aber die sekundären aus den hinteren Zellen des eigentlichen Embryos entstandenen Suspensoren deutlich. Diese sekundären Suspensoren verlängern sich außerordentlich und drängen den Embryo tief in das Endosperm hinein.

Eine bedeutende Abweichung von dem Verhalten bei *Taxus* und *Torreya*, wie Lawson will, kann ich darin nicht erblicken, zwar sind bei *Taxus* die 4 Kerne an der Basis des Archegons gelegen, aber auch bei *Torreya taxifolia* tritt die Teilung in vier schon früh ein, und ob eine solche Teilung nun auf dem Wege nach der Archegonbasis geschieht oder erst eintritt, wenn die Archegonbasis erreicht ist, scheint mir ziemlich gleichgültig.

Die freie Zellteilung geht weiter, bis 16 Kerne da sind, dann erst tritt Wandbildung ein. Die gebildeten Zellen lagern sich schließlich in 4 Etagen. Die Endetage bildet sich zu einer eindringenden Mütze um (Fig. 123, 40), die Mützenzellen liegen in zwei Schichten und werden

abgeworfen, wenn sich die Suspensoren etwa zu der in Fig. 123, 40 angegebenen Länge entwickelt haben. Die zweite Etage bildet den eigentlichen Embryo, die dritte die Suspensoren und die obere die Rosette.

Wenn die primären Suspensoren ihre größte Länge erreicht haben, bilden sich die proximalen Zellen des Embryos zu sekundären Suspensoren um (Fig. 123, 44). Oft entstehen kleine sekundäre Embryonen durch Sprossung aus dem Hauptembryo (Fig. 123, 43, 44).

Der Gefäßbündelverlauf des Samens

wurde von WORSDELL in einem Artikel „The vascular structure of the ovule of Cephalotaxus", Ann. of Bot., XIV, 1909, p. 137 untersucht.

Im Arillus verlaufen zwei Gefäßbündel, eines an jeder Seite des Samens, mit „inverted orientation", d. h. mit ihrem Xylem nach außen und ihrem Phloem nach innen gerichtet, wie STRASBURGER nachwies. WORSDELL fügt hinzu:

„As above stated there is a single bundle on each side of the seed. It is greatly extended in the tangential direction and situated on the innermost side of the outer and in close proximity to the woody inner integument. The secondary centrifugal xylem of the bundle is 2 or 3 layers thick. Besides this, however (and this is the point of my whole note), well-developed centripetal xylem occurs, the tracheides composing it extending along the whole tangential face of the centrifugal xylem in considerable quantity. A very interesting and important point in connexion with this diploxylic structure is the fact that there are two sets of protoxylem, as has been also shown for bundles of a similar structure in the sporophyll of *Cycas,* peduncle of *Stangeria* etc. One of these protoxylems is attached to the centrifugal, the other to the centripetal xylem. The significance of the fact is this: that it indicates clearly, in my opinion, the derivation of a collateral bundle possessing such a structure from a concentric strand of which the phloem, which in the ancestors of the plant was attached to the outer side of the „centripetal" xylem, has completely disappeared. This is also my explanation of the occurrence of centripetal xylem elsewhere, as in the peduncle of some *Cycads,* and the foliar organs of *Cycads* and *Coniferae.* I regard *Cephalotaxus* as the most ancient of coniferous genera, and therefore supposing the *Coniferae* to be derived from some ancient Fernstock, we should expect to find it exhibiting characters in its most primitive organs similar to those we find in *Cycads* and *Ginkgo.* Now the two most primitive foliar organs of any plant are, to my mind, the cotyledon and the ovular integument. In the former I have already shown the absolutely Cycadean character of the structure of the vascular bundle, with its enormously developed centripetal xylem. In the latter a similar diploxylic structure of the bundle, as has been shown above, also predominates. Two conclusions may be drawn from these facts viz. (1) that *Cephalotaxus* is the most primitive of the *Coniferae*; (2) that this genus forms in some measure a connecting link between *Cycadeae* and *Coniferae,* and helps us, to trace, however firmly, a fragment of the line of descent in the latter group."

Die Schwierigkeit liegt auch hier wieder in dem Umstande, daß keine Pflanze ganz primitiv oder ganz fortgeschritten ist, sondern neben primitiven Merkmalen sehr weit fortgeschrittene enthalten kann; so primitiv, wie WORSDELL will, ist *Cephalotaxus* wohl sicher nicht,

sie sollte dann eine ganz andere x-Generation und, wenn auch z. B. keine beweglichen, dann doch unbewegliche, aber deutliche Spermazellen, nicht nur nackte Spermakerne haben.

Sechste Vorlesung.

Die Coniferen im engeren Sinne.

Wir sind jetzt bei der Gruppe der *Coniferen* im engeren Sinne angelangt, bei den infloreszentialen Kegelträgern, und es erscheint also

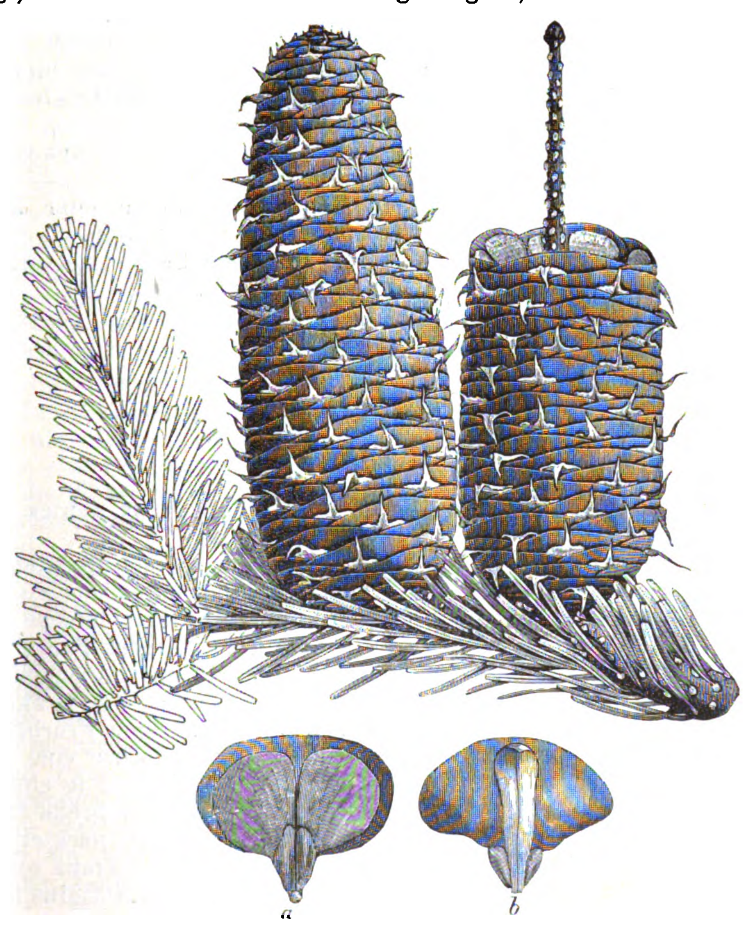


Fig. 124. Abies Nordmanniana LINK. Kegeltragender Zweig in natürlicher Größe, nach GARDENERS Chronicle, 1886, No. 631. a Samenschuppe von innen, die Ovula zeigend, b von außen, die Braktee zeigend.

geboten, einmal die verschiedenen Anschauungen, welche über die morphologische Natur der Kegel der Tannen und Fichten geäußert sind, zusammenzufassen. Wir sahen schon, daß beim typischen *Coniferen*-Kegel zwei Arten von Schuppen auf der Kegelachse inseriert sind. Recht deutlich tritt dies z. B. bei *Abies Nordmanniana* zutage, wie Fig. 124 zeigt.

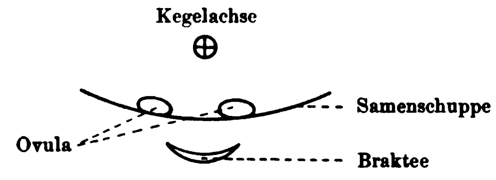
Bei *Abies Nordmanniana* ist die eine Art von Schuppen schmal hell gefärbt, lederig und endet in einer deutlichen Spitze, die andere Art ist breit, dunkler, holzig und am oberen Ende abgerundet. Beide Arten von Schuppen stehen in einer Spirale, in solcher Weise, daß die holzigen in den Achseln der lederigen stehen. Die morphologische Deutung solcher Kegel ist eines der schwierigsten Probleme dieser Wissenschaft und auch jetzt noch nicht endgültig gelungen.

Die Literatur über diesen Punkt ist eine überaus reichliche. In seiner ausgezeichneten historischen Uebersicht, an welche ich mich hier fast ganz anschließe, gibt WORSDELL (Ann. of Bot., 1900, Vol. XIV, p. 39—82) eine Literaturliste, welche nicht weniger als 115 Titel enthält.

Zum richtigen Verständnisse dieser WORSDELLschen Uebersicht sei bemerkt, daß die äußeren lederartigen Schuppen, wie wir sie bei *Abies Nordmanniana* kennen lernten, als Brakteen, die inneren holzigen als Samenschuppen bezeichnet werden. Vorgreifend sei hier gleich bemerkt, daß BERNARD in solchen Samenschuppen zentripetales Xylem nachgewiesen hat, was deutlich auf deren Blattnatur hinweist; sie sind denn auch wohl als modifizierte Blätter von in der Achsel der Brakteen stehenden Sprossen (Kurztrieben) aufzufassen.

Braktee und Samenschuppe können eine größere oder kleinere Strecke, bisweilen sogar ganz miteinander verwachsen sein.

Die Samenschuppe trägt auf ihrer adaxialen Seite zwei geflügelte Samen. Das Diagramm dieser Organe wird demnach:



Der erste, der den Tannenkegel morphologisch zu deuten suchte, war LINNÉ (Genera Plantarum, 1737).

Er betrachtet die Samenschuppe als den Kelch einer apetalen Blüte, während er die Ovula als je einen Fruchtknoten mit einfachem Pistill und Stigma auffaßt. Samenschuppe + Ovula stellte also eine einfache apetale Blüte dar; die Braktee war deren Tragblatt. Ein jeder Fruchtknoten reifte nach dieser Meinung zu einem geflügelten einsamigen Nüßchen.

JUSSIEU hingegen (Genera Plantarum) betrachtet die Braktee als eine Narbe, die Samenschuppe als einen zweifächerigen Fruchtknoten.

Nach der Deutung LINNÉs trägt also die Kegelachse eine Anzahl von Tragblättern (unsere Brakteen), welche in ihrer Achsel je eine Blüte mit einfachem Perianth (unserer Samenschuppe) tragen, während JUSSIEU meint, es trüge die Kegelachse nur eine große Zahl völlig nackter Blüten ohne Tragblätter. MIRBEL (Observ. sur la famille des végétaux conifères, 1810) betrachtet dasjenige Organ, welches wir jetzt den Nucellus nennen, als Blüte, hält das Integument für eine Cupula, welche die Blüte umgibt, und die Samenschuppe für einen verbreiterten und verholzten Blütenstiel.

Innerhalb der Cupula, meint er, ist die Blüte umgewendet, so daß ihr Stigma (als ein solches faßt er die Nucellusspitze auf) der Kegelachse zugewendet ist, und der Blütenstiel wird nach und nach zu dem Organ, das wir Samenschuppe nennen.

Im Jahre 1843 sagt er aber, daß die Blüten von *Pinus* die einfachsten sind, welche man überhaupt kennt, indem sie bloß aus einem kegelförmigen Nucellus in einem offenen Ovar bestehen.

Richard (Commentatio botanica de Coniferis et Cycadaceis, 1826) teilt ungefähr die Meinung von Linné, indem er glaubt, es bestehe die *Coniferen*-Blüte aus einem Fruchtknoten und einem Kelch, er meint also ebenfalls, daß die *Coniferen* angiosperm seien.

Es war Robert Brown, der 1827 die Gymnospermie der *Coniferen* nachwies und deren Samenschuppe mit den Sporophyllen der *Cycadeen* verglich (R. Brown, Character and description of Kingia . . . ., with observations on the structure of its unimpregnated ovulum and the female flower in Cycadeae and Coniferae).

Schleiden (Sur la signification morphologique du placentaire, Ann. d. Sc. nat., 2ème sér., T. XI et XII, 1839, und Grundzüge der wiss. Bot., 1843) betrachtet die Braktee als ein Karpell und die Samenschuppe als eine mit ihr verwachsenen Placenta. Daß die Placenta demnach in der Achsel eines Blattes steht, hat für ihn nichts Außerordentliches, indem er die Placenten überall als Achsenorgane betrachtet. Hingegen hält er die Auffassung der Samenschuppe als ein Blatt für geradezu unmöglich, da wir dann folium in axilla folii haben würden.

v. Mohl (Ueber die männlichen Blüten der Coniferen, Verm. Schriften, 1845) betrachtet die Samenschuppe als einen Teil eines Seitenzweiges, die Braktee als ein Blatt der Hauptachse, d. h. also in unserer jetzigen Sprache, die Samenschuppe als einen Teil eines Kurztriebes, die Braktee als ein Blatt des Langtriebes.

Alexander Braun sprach 1853 die Meinung aus, daß die Samenschuppe gebildet werde durch die Verwachsung zweier Blätter, die einem in der Achsel der Braktee stehenden Kurztriebchen angehörten.

Baillon hingegen hält sogar noch 1865 [Adansonia, I (1860—61) und V—VI (1864—65)] mit Linné die Integumente für Ovarien, und die *Coniferen* also für angiosperm. Auch Parlatore (Studi organografici sui fiori e sui frutti delle Conifere, Opuscula botanica, 1864) ist der Meinung, die *Coniferen* seien angiosperm.

Im selben Jahre schließt A. S. Ørsted, Bidrag til Naaletreeernes Morphologi, Vedensk. Meddelelser Nat. Foren. Kjøbenhavn, 1864, aus seinen Befunden an abnormalen Kegeln folgendes:

1) Der Kegel entsteht durch Metamorphose eines Sprosses, indem die Schuppen des Sprosses zu den Brakteen des Kegels werden, während die sonst zu Kurztrieben werdenden Knospen sich zu Samenschuppen umbilden.
2) Die Samenschuppen entstehen, wie jede andere Blüte, durch Metamorphose einer Blattknospe, es werden aber nur 2 Blätter, und zwar Fruchtblätter der Blüte, gebildet, nämlich 2 Samenschuppen, welche schon sehr früh zu einer einzigen verwachsen.
3) Die Samenschuppen sind offen.
4) Da ein Blatt der einzige Rest einer reduzierten Knospe sein kann, kann auch ein Blatt in der Achsel eines Blattes stehen.

Aus der Entwickelungsgeschichte eines Kegels von *Pinus montana*, var. *Pumilio* schließt er:

1) Die Samenschuppe entsteht genau so wie eine Knospe in der Achsel der Braktee.
2) Die von R. Brown als Ovula angesehenen Gebilde sind in der Tat den Ovulis der *Angiospermen* gleich.
3) Die eigentümliche Form der Samenschuppe wird bedingt durch ihr mehrjähriges Wachstum.

Aus dem Vorstehendem folgert er:

I. Sowohl die normale Entwickelungsgeschichte, wie das Studium von Abnormitäten stützt die Meinung Browns von der Nacktheit der Ovula.

II. Die Samenschuppe der *Abietineae* ist ein offenes Karpell, das wie eine Knospe entsteht, und zwar durch Umbildung und Fusion zweier Blätter eines Kurztriebes. Die Einbuchtung an der Spitze der Samenschuppe deutet noch ihre Natur als Doppelgebilde an.

Zu einer viel einfacheren Auffassung kam Sachs 1868 in seinem Lehrbuche. Nach ihm ist die Samenschuppe der *Pineae* (*Abies, Cedrus, Larix, Picea, Pinus*) ein adaxialer Auswuchs der Braktee, eine Ligula, so daß es auf der Kegelachse nur einerlei Art von Schuppen, die Brakteen, gibt. Der ganze Kegel wäre dann nur eine Blüte, ein Strobilus, nicht eine Infloreszenz. Gegen diese Auffassung spricht die Tatsache, daß den Laubblättern der *Pineen* jede Ligularbildung abgeht.

Im Jahre 1869 faßte van Tieghem (Anatomie comparée de la fleur femelle des Gymnospermes, Ann. d. Sc. nat., 5ème sér., Bot., 1868—69) das Problem von einer neuen Seite an, indem er die Anatomie in den Kreis der Untersuchung zog.

Er geht von dem Gedanken aus, daß die Samenschuppe bei allen *Coniferen* das erste und einzige Blatt eines Achselsprosses ist, wenn er auch die Möglichkeit zugibt, daß sie durch die Fusion zweier Blätter gebildet sein könnte.

Seine Ansicht basiert auf dem Verlauf und der Anordnung der Gefäßbündel.

Er findet, daß bei den *Abietineen* die Brakteenbündel sowie die Samenschuppenbündel, wenn sie den Zentralzylinder der Achse verlassen, je für sich in ihrer eigenen parenchymatischen Schicht eingeschlossen sind und demnach unabhängige Bündelsysteme darstellen.

Die oberen Bündel teilen sich, um einen Bogen mit inverser Orientierung zu bilden, d. h. mit ihrem Xylem an der Außen- und Unterseite; dieser Bogen ist das den Samenschuppen gehörende System, während das untere Bündel mit normaler Orientierung der Braktee angehört. Eines der Endbündel des Bogens entsendet jederseits einen Strang zu den Ovulis.

Die Anordnung der Bündel in einem Bogen zeigt, daß das achselständige Organ ein Blatt und kein Zweig ist, sagt van Tieghem; die nach außen gerichtete Orientierung dieses Bogens weist darauf hin, daß dieses Blatt der Braktee diametral gegenübersteht, während sein Ursprung zeigt, daß das Blatt einem Axillarsproß angehört, welchen es allein repräsentiert, d. h. von dem es das erste und einzige Anhängsel ist. Dieses erste Blatt trägt die Ovula auf seiner Dorsalseite.

Im selben Jahre publizierte Sperk seinen Aufsatz, betitelt: „Die Lehre von der Gymnospermie“, Mém. de l'Acad. Impér. des Sc. de St. Pétersb., 1ème sér. T. XIII, No. 3.

Er fand einen hermaphroditen Kegel von *Larix* mit männlichen Organen an der Basis und weiblichen an der Spitze. Er hält die Ovula für Ovarien. Die Samenschuppe hat Blattnatur. Aus verschiedenen Abnormitäten schließt er, daß die *Coniferen* angiosperm sind, und daß der Gedanke R. Browns, die Samenschuppe sei ein offenes Karpell, falsch ist, ohne jedoch selber zu versuchen, eine Erklärung für die Samenschuppe zu geben.

In der Botanischen Zeitung von 1871 zeigt v. Mohl zunächst, daß die Nadel von *Sciadopitys* eine Doppelbildung ist. Er betont, daß deren Ursprung genau derselbe ist, wie der der Samenschuppe der *Abietineen*,

d. h. die beiden ersten Blätter eines sekundären Achselsprosses, welche mit deren inneren oder hinteren Rändern verwachsen sind, infolgedessen ist die ventrale Seite des Organs nach außen gerichtet.

Die kleinen Axillarsprosse oder Brachyblasten der weiblichen *Abietineen*-Kegel und diejenigen der vegetativen Sprosse von *Sciadopitys*, abnormal im ersteren, normal im anderen Falle, sind also homologe Bildungen und, sagt WORSDELL „by the aid of the former abnormality, the eccentric orientation and structure of the double needle is readily explained, though it required the acute insight of a VON MOHL to solve the riddle“.

STRASBURGER hielt zunächst in seinem 1872 erschienenen „Coniferen und Gnetaceen“ die *Gymnospermen* für angiosperm, gibt aber in seinem 1879 erschienenen „Angiospermen und Gymnospermen“ deren Gymnospermie zu.

Seine Ansicht über die Natur der Samenschuppe änderte er aber nicht wesentlich. Er hält dieses Organ bei den *Abietineen* für eine abgeflachte Achse oder, präziser ausgedrückt, für eine Scheibe mit rudimentären Blättern, hauptsächlich wegen seiner späten Entwickelung in Vergleich mit den Ovulis.

Um den Umstand zu erklären, daß in abnormen Fällen in der Achsel der Braktee ein Axillarsproß erscheint, verbunden mit der Spaltung der Samenschuppe in zwei Teile, welche quer gestellt, als dessen zwei ersten Blätter, auf den Axillarsproß zu sitzen kommen, betrachtet er diese Metamorphose der Samenschuppe nur als das Resultat des Kampfes zweier sich entgegenarbeitender Kräfte, nämlich der vegetativen Entwickelung des Kegels und der normalen Bildung von Reproduktionsorganen, in welchem erstere zeitlich letztere überwunden hatte.

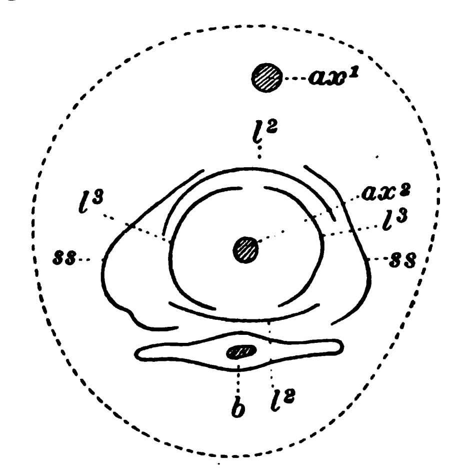


Fig. 125. Diagramm einer abnormen „Blüte“ der Abietineae. Die Samenschuppe ss ist in den zwei ersten Blättern eines Axillarsprosses umgebildet durch Spaltung, b Braktee, l^2 zweites Blattpaar, l^3 drittes Blattpaar, ax^2 Achse des Axillarsprosses, ax^1 Kegelachse.

G. STENZEL („Beobachtungen an durchwachsenen Fichtenzapfen, ein Beitrag zur Morphologie der Nadelhölzer“, Nova Acta, 1876) und WILLKOMM, 1879 („Zur Morphologie der samentragenden Schuppe des Abietineen-Zapfens“, Nova Acta, 1879) gaben weitere Beiträge.

Ersterer beschreibt einen Kegel, bei welchem in der Achsel der Braktee eine beblätterte Knospe stand, deren zwei erste Blätter härter und brauner waren und mehr aufrecht standen als die des gewöhnlichen vegetativen Sprosses und mehr einer Samenschuppe glichen; sie waren etwas nach der Achse zugerichtet; das folgende Blattpaar stand median, nach vorn und hinten (Fig. 125).

Ovula waren nicht vorhanden. Das erste Paar größerer Blätter war oft verschmolzen mit den kleinen Blättern der Knospe. Er schließt, daß die Samenschuppe der Fichten aus den zwei ersten Blättern eines sonst unentwickelten Zweiges besteht, der in der Achsel einer Braktee steht, welche beiden Blätter mit deren hinteren Rändern verschmolzen

sind und deshalb ihre Dorsalseite nach der Achse des Kegels hin gerichtet haben, und auf dieser Seite ein Ovulum tragen. Wenn die Samenschuppen mit ihren vorderen Rändern verwachsen, liegt ein Ausnahmefall vor wie bei Farnen mit Soris auf der Oberseite ihrer Blätter.

Bei einer anderen Gelegenheit fand er bei derselben Pflanze androgyne Kegel, bei welchen die ♂ Organe meistens die Basis und die weiblichen den oberen Teil einnahmen; seltener waren die ♂ zwischen den ♀ verteilt, und noch seltener bildeten die ♂ eine mittlere Zone mit ♀ oben und unten. Auch besaß er zu dieser Zeit einen proliferierenden Kegel von *Picea alba.* Die Knospen in den Achseln der Brakteen trugen außer den beiden Samenschuppen, welche mit ihren hinteren Rändern verwachsen waren und an ihren vorderen Rändern klafften, eine hintere und eine vordere Schuppe und ein oder zwei innere Schuppen. In einigen Fällen war die Samenschuppe so vollständig mit der vorderen Knospenschuppe verschmolzen, daß sie, von vorn gesehen, mit dieser eine einzige flache Schuppe zu bilden schien; in der Tat aber wurden ihre hinteren Ränder durch zwei niedrige, von der Innenseite sichtbare Rippen vertreten, welche aber nicht, wie in anderen Fällen, sich bis zur hinteren Knospenschuppe fortsetzen. Der charakteristische Fortsatz oder Dorn auf der Samenschuppe von *Pinus,* welcher nach STRASBURGERS Meinung eine Achse ist, mag nach STENZEL entweder die Verwachsungsstelle der hinteren Ränder der Samenschuppe oder die hintere Knospenschuppe sein.

Dieselben Abnormitäten, welche *Picea* zeigte, fand er auch bei *Tsuga Brunoniana* CARR. und sieht dadurch seine Auffassung bestätigt.

Bei letzterer Pflanze ist die hintere Knospenschuppe oft ebenso gut entwickelt wie die vordere, so daß sämtliche Teile der Knospe lateral zu einem holzigen Gebilde vereinigt werden. Die Achse der Knospe ist oft verlängert zu einem Laubsprosse.

Der Umstand, daß die Samenschuppe sich als aus zwei Blättern bestehend entpuppt, widerspricht der Auffassung des Ovulums als eines Ovariums. Der Umstand, daß die Ovularhülle in Form zweier gesonderter Auswüchse entsteht, welche später verwachsen, beweist nicht, daß sie Teile eines Ovariums sind; überdies fehlt auch ein Stigma.

WILLKOMM beschreibt in seinem Aufsatz: „Zur Morphologie der samentragenden Schuppe des Abietineenzapfens“, Nova Acta, 1879, in einem proliferierenden Kegel der Fichte zahlreiche Knospen in den Achseln der Brakteen des oberen Teiles, welche von denen, die STENZEL beobachtete, dadurch verschieden sind, daß sie auffallend symmetrisch und regelmäßig waren, und deswegen kaum Monstrositäten, wie die von STENZEL, genannt werden können. Er kommt zu genau derselben Auffassung der Samenschuppe wie STENZEL.

Er glaubt, daß die Samenschuppe hervorgeht aus einem Axillarsproß, der zwei gegenständige Blätter und eine Endknospe trägt (Fig. 125).

Die Samenschuppe ist demnach ein metamorphosierter Kurztrieb, bestehend aus einer medianen Achse und zwei Blättern, die mit ihr an ihrer Vorderseite verwachsen sind, deren ursprüngliche Trennung aber bei *P. excelsa* angedeutet wird durch die Einkerbung an der Spitze der Samenschuppe.

Er betrachtet die Samenschuppe als das Verschmelzungsprodukt zweier offener Karpelle, deren auf der Oberseite inserierte Ovula nackt sind.

Archangeli („Sur la structure de la fleur femelle des Conifères et sur la question de la gymnospermie“, Congrès Internat. de Bot. et d'Hort., Paris 1880) kommt zu ganz anderen Resultaten.

Der Umstand, daß die beiden Bündelsysteme als ein Ganzes aus der Hauptachse entspringen [1]), bringt ihn zu der Auffassung, daß Braktee und Samenschuppe bei *Pinus, Cupressus, Thuja, Cryptomeria* und *Sequoia* in der Tat ein einziges Organ sind, und zwar eine Achse, indem die Braktee ein Blatt dieses Zweiges darstellt, welcher Zweig an der Stelle eines Blattes steht. Den Umstand, daß ein Zweig die Stelle eines Blattes einnimmt, erklärt er durch eine Auseinandersetzung, in der die Auffassung hervortritt, daß Blatt und Zweig homolog sind, weshalb er auch die Samenschuppe, trotzdem er sie als einen modifizierten Zweig ansieht, für das Homologon eines Karpells erklären kann.

Die Theorie von Sachs wurde von Eichler weiter ausgearbeitet in folgenden Aufsätzen: „Sind die Coniferen gymnosperm oder nicht?“ Flora 1873; „Ueber die weiblichen Blüten der Coniferen“, Monatsber. d. Kgl. Akademie Berlin, 1881; „Ueber Bildungsabweichungen bei Fichtenzapfen“, Sitzber. d. Kgl. Akad. d. Wiss. Berlin, 1882. Diese Theorie behauptet, daß es nur eine Schuppe und keine doppelte Schuppe bei den *Coniferen* gibt, und daß diese Schuppe ein, ein oder mehrere Ovula tragendes, Sporophyll ist, während die sogenannte Samenschuppe einen ventralen Auswuchs dieses Sporophylls vorstellt, eine Placenta oder Ligula und demnach einen integrierenden Teil des Sporophylls. Bei *Dammara* ist das Bündel, welches in das Ovulum eintritt, nichts als ein gewöhnliches Bündel, welches das Karpell verläßt, um das Ovulum zu versehen, es fehlt den sterilen Brakteen, wodurch das Fehlen einer inneren Schuppe bewiesen scheint.

In bezug auf die inverse Orientierung des Bündels, welches nach dem Ovulum geht, sagt er: „In allen Fällen, wo ein Blatt oberflächliche Produkte bildet, welche mit Gefäßbündeln versehen werden müssen, drehen letztere ihre Elemente herum“ [2]).

Er vergleicht andere Blattauswüchse, speziell die fertile Aehre von *Ophioglossum* mit dem Ovulum von *Dammara*; in allen solchen Fällen liegen die Teile des Bündels invers. Die Schuppe ist ein einfaches Blatt und ihr Appendix ein Ovulum. Es kann nicht, wie Baillon, Parlatore, Dickson und Sperk wollen, ein Ovarium sein, denn ein Ovarium ist die Verlängerung einer Achse und kann nicht auf einem Blatte stehen.

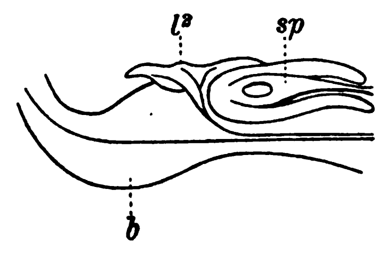


Fig. 126. Diagramm einer „Blüte“ von Araucaria. b = Schuppe, l = ligularartige Bildung, sp = Sporangium. Nach Eichler.

Bei *Araucaria* erhält die Schuppe ein einziges Bündel, das sich lateral teilt und etwas oberhalb ihrer Basis einige wenige kleine Zweige nach dem Ovulum entsendet (siehe Fig. 126), welche, wie bei *Dammara*, inverse Orientierung haben. Der Auswuchs oberhalb des Ovulums ist eine Ligularbildung wie bei *Isoetes*, und das Velum des letzteren ist dem Integumente von *Araucaria* analog. Das innere Bündel fehlt den sterilen Schuppen wie bei *Dammara*.

1) Was jedoch keineswegs immer zutrifft, vergl. Worsdell, Observations on the Vascular system of female „Flowers“ of Coniferae, Ann. of Bot., XIII, 1899.

2) Uebersetzt aus dem Englischen.

Bei *Cunninghamia* tritt ein Bündel in die Schuppe hinein. Diese gibt 3 Bündel, jedes mit inverser Orientierung ab, je eines für jedes Ovulum. EICHLER meint darum, daß keine innere Schuppe vorhanden sein kann, daß also nur ein einfaches Blatt vorliegt, und daß die Querrippen eine Ligula vorstellen.

Bei *Sciadopitys* ist auch nur ein einfaches Blatt mit ventralem Auswuchs vorhanden.

Bei den *Abietineen* erscheint zunächst die Braktee, dann die Samenschuppe als ein Querwulst auf deren innerer Oberfläche. Die Braktee erhält ein einfaches Bündel, welches sich nicht weiter teilt. Ein oder zwei Bündel treten in die Samenschuppe ein, welche je nach der Form des basalen Teiles der Braktee aus dem Brakteenbündel entspringen oder direkt aus der Kegelachse; wenn dieses Bündel in die Samenschuppe eintritt, teilt es sich in mehrere mit inverser Orientierung. Die Samenschuppe ist demnach ein innerer Auswuchs der Braktee, des Sporophylls.

Viele meinen, daß beide gesondert sind. Wo sie aber die Achse verlassen, sind sie, wenn auch nur über eine kürzere Strecke, miteinander vereinigt, und die Entwickelung zeigt, daß die eine ein Auswuchs der anderen ist.

SCHLEIDENS und STRASBURGERS Meinung, daß die Samenschuppe eine abgeflachte Achse oder ein Kladodium ist, stimmt nicht mit der Anordnung der Gefäßbündel, denn in allen Kladodien liegt des Xylem an der Innenseite, gleichgültig ob die Bündel abgeflacht zusammen liegen oder um ein Zentrum herum gruppiert sind.

Gegen die Meinungen von VAN TIEGHEM und V. MOHL führt er an, daß keine Spur einer Axillarknospe sichtbar ist, daß im Gegenteil die Samenschuppe als ein Auswuchs der Braktee entsteht. Speziell gegen V. MOHLS Ansicht spricht, daß nichts darauf hindeutet, daß die Samenschuppe aus der Verwachsung zweier Blätter hervorgehe, daß sie im Gegenteil vom Anfang an ein einfacher Auswuchs ist. Auch gibt es nicht zwei symmetrisch gestellte Bündel, je eines für jede Samenschuppenhälfte, wie in der Nadel von *Sciadopitys*, sondern es teilen sich das einzige oder die zwei Bündel an der Basis in eine Anzahl von Zweigen, welche alle die gleiche Orientierung haben.

Daß in abnormen Fällen bei Anwesenheit einer Axillarknospe die Samenschuppe sich spaltet und scheinbar die zwei ersten Blätter dieses Sprosses darstellt, rührt nur von dem durch den Axillarsproß ausgeübten Druck her.

Nicht ohne Geist sagt WORSDELL:

„The SACHS-EICHLER theory of this difficult subject no doubt appeals to many owing to its great simplicity, deriving as it does the solution of the problem directly from the structures as they are presented to us to day; its tranquillity of contemplation disturbed neither by the idea of a possible adaptive modification of these structures from others once totally different in appearance, nor by the alteration which they undergo in cases of abnormal metamorphosis of parts: indeed towards the latter EICHLER is actively hostile, for he says — and this summarizes his general attitude in the matter." — „I cannot forbear showing how forcibly the present case once more warns us that monstrosities cannot be brought to bear on the examination of normal relations. Without these abnormalities, no one would have thought

of regarding the seminiferous scale of the *Abietineae* as a composite organ, and we should then have been spared, or at least partially so, the complicated theories which have for so long obscured the understanding of the floral structure of one of the most important groups of plants.“

VELENOVSKY („Zur Deutung der Fruchtschuppe der Abietineen“, Flora 1888) beschrieb einen interessanten abnormen *Larix*-Kegel. Eine Axillarknospe trug Ovula auf der unteren Fläche aller ihrer Blätter. Wenn die Knospe unterdrückt ist, orientieren die beiden Samenschuppen sich in bezug auf die Kegelachse. Bei gewissen tropischen kletternden *Aristolochien* nimmt schließlich die erste Braktee einer unterdrückten Knospe, welche diese in der Jugend bedeckt, an Länge zu und orientiert sich in bezug auf den Stengel, welchen sie wie eine Ochrea umfaßt. Dasselbe wurde bei *Tilia grandifolia* beobachtet, wo die Knospe in der Achsel der Blütenbrakteen unterdrückt war, so daß die Braktee in bezug auf die Achse orientiert war in derselben Fläche wie die Stützbraktee und mit ihrer Oberseite nach letzterer gekehrt.

So kommt er denn auch zu folgendem, dem EICHLERschen diametral entgegenstehendem Resultate:

„The deformed cones of our *Larix* and also the Spruce cones of CASPARY, STENZEL, WILLKOMM and CELAKOVSKY, are not monstrosities in which certain parts are irregularly and haphazardly developed. We find in all stages of the scale-metamorphosis a definite law and the greatest regularity of development, so that, by retaining a right grasp of the process of development, we can a priori expect and, as a matter of fact shall find, the distinct developmental forms. Such a regularity, which occurs in every normal flower, can never be an equivocal, pathological and casual phenomenon.“

MASTERS, der in 1884 dem Standpunkt EICHLERS huldigte, sagt in seinem Review of some Points in the comparative Morphology, Anatomy and Life-History of the Coniferae, Journ. Linn. Soc. Bot., XXVII, 1891:

„Reverting to CASIMIR DE CANDOLLE's Théorie de la Feuille, this botanist compares the leaf to an axis, the upper half of whose vascular system is abortive or undeveloped, for which reason the xylem is towards the upper or inner surface, the phloem towards the lower. Apply a similar explanation to the fruit-scale and the position of xylem and phloem becomes intelligible. According tho this view the fruit-scale is an enation, either from the bract or from the axis, it is immaterial which, of the nature of a cladode or modified shoot. The lower or outer portion of this branch or cladode is abortive and consequently the xylem towards the lower or outer, the phloem towards the upper or inner surface.“

Nennen wir also einen Zweig, an welchem a die obere, b die untere Hälfte ist, $(a + b)$, dann ist ein Laubblatt $(a + b) - a$, eine Samenschuppe $(a + b) - b$, oder mit anderen Worten, ein Laubblatt ist die untere Hälfte eines Zweiges, eine Samenschuppe die obere Hälfte eines solchen. Da aber keineswegs bewiesen ist, daß ein Blatt ein halber Zweig ist, ist die ganze Schlußfolgerung hinfällig.

PENZIG verteidigt in seiner 1894 erschienenen Pflanzenteratologie mit großem Enthusiasmus die Theorie von DELPINO.

Delpino betrachtet die Karpelle der *Coniferen* als zusammengesetzt aus drei Teilen, von welchen der mittlere (nachstehende Figur bei b) die Braktee bildet, während die beiden lateralen Lappen (ss) sich nach innen biegen und unter Verwachsung ihrer Ränder die Samenschuppe bilden. Wenn ein Axillarsproß sich bildet, so trennt er die beiden verwachsenen lateralen Lappen des Karpells, welche zurückgebogen werden und ihre ursprüngliche laterale Stellung wieder einnehmen. Wenn der Sproß auf derselben Höhe mit der Samenschuppe oder zwischen ihr und der Braktee entsteht, so haben die zwei Lappen ihre Ventralseiten einander entgegengerichtet. Aber wenn sich der Axillarsproß zwischen der Samenschuppe und der Achse des Kegels bildet, so haben die beiden placentalen Lappen ihre Dorsalseiten nach dem Axillarsproß gerichtet, was nach Penzig unerklärlich ist, wenn man Brauns Theorie (daß die Samenschuppe die beiden ersten Blätter des Axillarsprosses darstelle) annimmt, während dies ganz einfach ist, wenn man sich auf Delpinos Theorie stützt.

b
ss
ss
sp

Delpinos Theorie erklärt ebenfalls, wie bei *Picea excelsa* etc. die Samenschuppe in zwei gespalten werden kann, ohne daß ein Axillarsproß auftritt.

Noll („Der morphologische Aufbau der Abietineenzapfen“, Sitzungsb. d. Niederrh. Ges. zu Bonn, 1894) untersuchte proliferierte Kegel von *Larix* und fand ganz graduelle und ununterbrochene Serien von Uebergangsformen zwischen der Samenschuppe und den Axillarsprossen, so daß er nicht an der Homologie der Samenschuppe und der beiden ersten Blätter eines Axillarsprosses zweifeln kann. In einer Hinsicht war sein Material besser als das der vorigen Forscher, indem der Axillarsproß vor statt hinter der Samenschuppe entstand, wodurch die Beziehungen klarer waren.

Celakovsky („Zur Gymnospermie der Coniferen“, Flora 1879; „Zur Kritik der Ansichten von der Fruchtschuppe der Abietineen“, Abh. d. Kgl. Böhm. Ges. d. Wiss., XI, 1882; „Ueber Herrn A. W. Eichlers Entgegnung auf meine Kritik seiner Ansicht von der Fruchtschuppe der Abietineen“, Sitzber. d. Kgl. Böhm. Ges. d. Wiss., Prag 1882—83; „Die Gymnospermen: eine morphologisch-phylogenetische Studie“, Abh. d. Kgl. Böhm. Ges. d. Wiss., 7. Folge Bd. IV, 1890; „Nachtrag zu meiner Schrift über die Gymnospermen“, Bot. Jahrb. f. Syst. etc. von Engler, 1897) ist ein Verteidiger der Axillarsproßtheorie, und versucht zu zeigen, daß die ununterbrochenen und graduellen Uebergänge zwischen der ungeteilten Samenschuppe des normalen Zustandes und dem ersten transversen Paar blattartiger Organe, in vielen Fällen zusammen mit dem vorderen Knospenblatt sowohl, wie die Uebereinstimmung in deren relativer Stellung der verschiedenen Appendices bei diesem abnormen Axillarsproß und bei einer gewöhnlichen Laubblattknospe zeigen, daß die Axillarsproßtheorie richtig ist.

Nach Celakovsky ist der Umstand, daß die Ventralseite der Samenschuppe nach der korrespondierenden Seite der Braktee gerichtet ist, die Folge des Gesetzes der „Spreitenverkehrung“, nach welcher Ligulae oder Emergenzen immer ihre Ventralseite dem Tragblatt zuwenden, trotzdem man meinen sollte, daß eine mehr direkte und zwingende Ursache in dem Umstande liegt, daß, da die Ovula auf der

Dorsalseite liegen, diese Seite notwendigerweise nach oben liegen müßte, um sowohl die Bestäubung wie das Abwerfen des reifen Samens zu erlauben.

STRASBURGERS Meinung, nach welcher die abnormen Axillarsprosse verursacht werden durch einen Kampf zweier entgegengesetzter Kräfte, von denen die eine versucht, einen vegetativen Sproß zu bilden, die anderen normale Reproduktionsorgane, ist nach CELAKOVSKY verfehlt, weil es nach ihm unmöglich ist, ein Organ, welches einer morphologischen Kategorie, z. B. einer Achse angehört, umzubilden zu einem einer anderen Kategorie angehörigen Organ, z. B. einem Blatte.

EICHLERS Meinung, daß die Spaltung der Samenschuppe verursacht wird durch den Druck des Axillarsprosses, weist CELAKOVSKY deswegen zurück, weil eine solche Spaltung bisweilen auch dann vorkommt, wenn gar kein Axillarsproß vorhanden ist.

CELAKOVSKY kommt dann zu folgender „Erklärung“: Ausgehend von der, zuerst von ihm aufgestellten Theorie, daß alle Appendices der Achse entstanden sind durch Sterilisierung und Zerlegung des Sporogons der niederen Kryptogamen und deswegen eine radiale (im Gegensatz zu einer bilateralen) Struktur besäßen, glaubt CELAKOVSKY, daß die Ahnen der *Gymnospermen*, die *Archigymnospermen*, wie er sie nennt, radiale Sporophylle gehabt haben.

Diese radiale Symmetrie ist bis zum heutigen Tage, seiner Meinung nach, in den männlichen Sporophyllen der *Gnetaceen* erhalten geblieben, bei denen die Sporangien terminal stehen, auch bei den weiblichen Sporophyllen der *Cycadeen*, wo sie marginal stehen, sowie bei den Sporophyllen von *Ginkgo* und den abnormen weiblichen von FUJII beschriebenen („On the morphology of the Flowers of Gingko biloba“, 1897). Auch bei *Osmunda, Hymenophyllum*, den *Psilotaceen* und den Staubfäden der *Angiospermen* finden wir seiner Meinung nach radiale Symmetrie.

Aus terminalen wurden die Sporangien lateral, bis sie, als die Sporophylle bilateral wurden, sich auf die Ober- und Unterseite begaben wie bei den meisten *Farnen* und auf den Karpellen gewisser *Angiospermen*. Schon früher hatte er in der „Flora“ zu zeigen gesucht, daß die Integumente eines Ovulums ihren Ursprung haben in den Segmenten des Sporophylls und zwar, daß das innere Integument aus zwei Segmenten entsteht, wodurch sich erklärt, daß das Integument der *Abietineen* zunächst in Form zweier Höcker erscheint, ein Umstand, der BAILLON dazu verführte, das Integument als ein Ovarium aufzufassen.

CELAKOVSKY behauptet, daß in der ganzen Ordnung der *Coniferen* kein wirkliches Karpell oder weibliches Sporophyll vorhanden ist, daß aber dieses Organ zu einem einzigen Ovulum reduziert sei, genau so wie bei den *Gnetaceen*. Bei den *Taxaceen* sind immer zwei normal gebildete Integumente um das Ovulum herum vorhanden. Bei *Taxus*, bei *Dacrydium* und *Microcachrys* sind diese Integumente unter sich frei, und er spricht deshalb von einem dichlamyden Ovulum. Bei den *Cycadeen, Cephalotaxus, Podocarpus* sind sie eng verwachsen, weshalb das Ovulum monochlamyd ist.

Bei den *Araucariaceen* (*Abietineae* + *Araucarieae* + *Cupressineae*) aber hat das äußere Integument eine permanent vegetative Entwickelung eingeschlagen und ist in dieser Hinsicht genau dem vegetativ entwickelten Integumente vergleichbar, welches der Verfasser bei *Hesperis* (Fig. 127, S. 216) und anderen Pflanzen nachwies.

Dieses äußere Integument ist die Samenschuppe oder die Hälfte derselben, zwar einem Integumente denkbar ungleich, aber sich verratend durch die innere Orientierung seiner Bündel, ein Charakteristikum aller äußeren Integumente, wie STRASBURGER zuerst bei *Cephalotaxus* fand, während überdies, falls die Samenschuppe kein Integument wäre, die *Araucariaceen* sehr verschieden von den *Taxaceen* sein würden, da erstere dann nur ein, letztere zwei Integumente haben würden. Schließlich wird dies auch dadurch bewiesen, daß (*Pinus resinosa* SOLAND. ausgenommen) die Samenschuppe immer später als das Sporangium entsteht, während sie, falls sie ein Sporophyll wäre, natürlich früher gebildet werden müßte. Auch würden, falls die Samenschuppe ein Sporophyll darstellte, die *Taxaceen* wiederum von den *Araucariaceen* sehr verschieden sein, denn den *Taxaceen* fehlt ein Sporophyll vollständig.

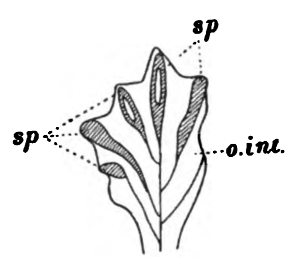


Fig. 127. Vegetativ entwickeltes äußeres Integument von Hesperis (o. int.), verschiedene innere Integumente (sp) zeigend, auf den lateralen Nerven inseriert.

Was die Homologie der Sporangienhüllen mit Organen der Gefäßkryptogamen betrifft, so ist das innere Integument dem Indusium der *Farne*, von *Isoetes* etc., das äußere Integument der Ligula von *Isoetes* und *Selaginella* homolog (Frage: wo ist diese Ligula bei den Laubblättern der *Coniferen?*).

Während bei den *Abietineen* die Samenschuppe sehr oft aus den sporangialen Repräsentanten des ersten Blattpaares des Axillarsprosses, verbunden mit dem des vorderen Blattes dieses Sprosses (wobei dieses vordere Blatt 180° gedreht ist) besteht, ist bei den *Araucarieen*, wo die nur einen Samen tragende Samenschuppe offenbar kein zusammengesetztes, sondern ein einfaches Organ ist, die Schuppe ausschließlich aus dem vorderen Blatte oder aus dessen sporangialen Repräsentanten entstanden, während das erste Blattpaar des Axillarsprosses gänzlich fehlt. Das erklärt, weshalb bei den *Araucarieen* nur ein Ovulum vorhanden ist. Dieselbe Erklärung gilt wahrscheinlich ebenfalls für die *Podocarpeen,* wo auch nur ein Sporangium vorkommt.

Bei den *Taxodineen* kann die Samenschuppe oft aus mehreren Teilen bestehen durch die Verschmelzung von mehr als 3 Blättern des Axillarsprosses oder deren sporangialen Repräsentanten.

Abnormitäten in dieser Gruppe oder bei den *Cupressineen* sind fast unbekannt, aber ein von ENGELMANN in Amerika gefundener proliferierter Kegel von *Sequoia* zeigte deutlich die zusammengesetzte Natur der Schuppe, während ALEX. BRAUN bei *Taxodium, Cryptomeria* und *Glyptostrobus* einen Axillarsproß, der die Schuppe ersetzte, fand. Wenn auch keine Abnormitäten dies beweisen, so darf doch nach CELAKOVSKY angenommen werden, daß bei den *Cupressineen* die fast vollständig mit der Braktee verwachsene Samenschuppe denselben Ursprung hat wie bei den *Abietineen.* Eine Schwierigkeit scheinen gewisse Arten von *Cupressus* zu bieten, mit ihren zahlreichen Sporangien auf einer einzigen Samenschuppe, da CELAKOVSKY sonst annimmt, daß die Samenschuppe aus den verwachsenen vegetativ entwickelten äußeren Integumenten zweier Ovula hervorgegangen sei. Die Schwierigkeit löst er aber durch Analogie einer Abnormität, die er bei *Hesperis* fand,

wo ein vegetativ entwickeltes äußeres Integument mehrere innere Integumente (Fig. 127) trug, eines auf jedem Nerven, und zwar jedes korrespondierend mit einem lateralen Segment dieses Blättchens.

Die weiblichen Sporophylle der *Coniferen* gehören zu Zweigen höheren Grades als die, welche die männlichen Sporophylle tragen. Das ♂ Sporophyll ist homolog mit der Tragbraktee des Axillarsprosses (normaliter nur durch die Samenschuppe repräsentiert), welche letztere die weiblichen Sporophylle, d. h. deren sporangiale Repräsentanten trägt.

Daß dem so ist, zeigen die Abnormitäten, bei welchen die Brakteen Pollensäckchen an ihren Unterseiten tragen, wenn die Samenschuppe (der weibliche Teil der Blüte) abortiert, und das ist meistens der Fall im unteren Teile des Kegels, während im oberen Teil die Samen sich normal entwickeln und die Brakteen keine Pollensäcke bilden.

Die einachsigen Kegel waren wohl ursprünglich hermaphrodit wie die Strobili von *Selaginella* oder die Blüten der meisten *Angiospermen*.

Die Homologien, die Celakovsky konstatiert, mögen kurz wiedergegeben werden:

Die weibliche Infloreszenz der *Coniferen* ist dem axillaren Brachyblast von *Ginkgo*, der Hauptachse der *Cycadeen* homolog.

Bei den *Taxeen* besteht die Infloreszenz aus einer Primärachse, welche in axillärer Stellung eine Sekundärachse (die Blüte) trägt; diese Blüte ist bei den *Coniferen* einzigartig, weil sie wie bei den *Cycadeen* in ihrem unteren Teile eine Anzahl steriler Brakteen trägt; das Sporangium wurde aus seiner ursprünglichen lateralen Stellung zu einer rein terminalen in bezug auf die Blütenachse verschoben und das Sporangium selber ist das einzige Ueberbleibsel des Sporophylls, welches das oberste Appendix der Achse war. Diese „Blüte“ ist homolog mit der von *Ginkgo*. Es ist sehr interessant, als Zeichen eines Rückgangs zu einem ancestralen Zustande, wie sie die *Cycadeen* zeigen, daß *Torreya* bisweilen außer den lateralen sekundären Achsen eine Blüte terminal zur primären Achse zeigt. Dieser letztere Umstand, sowie das Vorhandensein steriler Brakteen in den Blüten, zeigt deutlich, daß die *Taxeen* eine der allerältesten Gruppen der *Coniferen* bilden. Bei *Cephalotaxus* besteht die normale Blüte aus zwei lateralen Karpellen, die nur aus Ovulis gebildet und meistens von einem medianen sterilen Karpell begleitet werden.

Bei den *Podocarpeen* ist die Blüte zu einem einzigen axialen Appendix, d. h. zu einem Ovularkarpell reduziert, und zu gleicher Zeit zu einem wirklich axillaren Ovulum, das oft auf eine Braktee heraufgeschoben wird. Bei den *Araucarieen* ist die Struktur dieselbe. Bei den *Abietineen* ist die Samenschuppe ein symphyllodiales Gebilde, bestehend aus drei verwachsenen Appendices (aus zwei bei *Picea*), einer Achse, von welchen die zwei lateralen fertilen Karpelle (zu Sporangien reduziert) zusammen verwachsen, um die Crista der Samenschuppe zu bilden, während das dritte mediane Blatt (der mediane Knopf des ersten Höckers) steril bleibt und entweder abortiert oder, verwachsen mit den beiden anderen fertilen Karpellen, den Kiel und den Mucro (bei *Pinus*) bildet. Bei den *Taxodineen* und *Cupressineen* sind die Verhältnisse im wesentlichen dieselben.

Die Modifikationen, welche in den späteren Zeiten bei den *Coniferen* die Oberhand erhielten, sind: erstens die Verschiebung der Blüten von der terminalen, wie bei den *Cycadeen*[1]), zu der axillären

1) Vergl. jedoch Bd. II.

Stellung, wie bei *Ginkgo*; zweitens die Ersetzung der hermaphroditen durch die dikline Stellung, während schließlich in gewissen Gruppen die weiblichen einem anderen Verzweigungssystem, einer höheren Ordnung als die männlichen „Blüten“ angehören, und drittens in vielen Fällen das Bilateralwerden des ursprünglich radial-symmetrischen Sporophylls.

WORSDELL gibt folgendes kurzes Résumé über die

Ansichten über die Natur der Samenschuppe.

LINNAEUS (1737, 1792): Bei den *Abietineen*: ein Kelch; bei *Juniperus* ist die ventrale Spitze der Schuppe die Corolla.
JUSSIEU (1789): ein bilokulares Ovarium.
MIRBEL (1810—15): ein Blütenstiel.
BROWN, R. (1814—66): ein offenes Karpell.
SCHLEIDEN (1839—43), BAILLON (1860—65), STRASBURGER (1872—79), MASTERS (1891): Bei den *Abietineen* eine Achse, entweder in Form einer Placenta (SCHLEIDEN), einer Axillarknospe (BAILLON), eines Discus oder (bei *Cupressineae* und *Podocarpeae*) einer Axillarknospe (STRASBURGER) oder eines halben Kladodiums (MASTERS).
SACHS-EICHLER (1868, 1881—82): eine Placenta oder Ligula, also ein ventraler Auswuchs eines offenen Karpells; bei den *Cupressineae, Taxodineae* und *Podocarpeae* fehlt dieser ventrale Auswuchs, und die ganze Schuppe ist ein offenes Karpell.
VAN TIEGHEM (1869): das erste und einzige Blatt einer Axillarknospe. Bei den *Podocarpeen* wird dieses Blatt ausschließlich durch ein Ovulum repräsentiert. Bei den *Taxeen* erscheint dasselbe Gebilde auf Sekundärsprossen.
BRAUN (1853—75), CASPARY (1860), PARLATORE (1864), ÖRSTED (1864), V. MOHL (1871), STENZEL (1876), WILLKOMM (1879), CELAKOVSKY (1879—97): die beiden ersten Blätter (oder deren ovulare Repräsentanten) einer Axillarknospe. Diese Ansicht basiert hauptsächlich auf Abnormitäten.
DELPINO-PENZIG (1894): die beiden lateralen Lappen der Braktee, nach innen gebogen und mit den Rändern verwachsen.

Ansichten über die Natur des Sporangiums.

LINNAEUS, JUSSIEU: Pistill.
MIRBEL, RICHARD: komplette Blüte, bestehend aus Calyx oder Cupula (das Integument) und Ovarium (der Nucellus), d. h. eine Karyopsis oder Nüßchen, dessen Perikarp mit dem Samenintegument verwachsen ist.
BROWN, R.: stellt die Theorie der Gymnospermie auf.
BAILLON: Ovarium, eine Ansicht, die sich auf die Entwickelung stützt.
PARLATORE: Ovarium.
VAN TIEGHEM: Ovulum.
SPERK: Ovarium.
BRAUN, A.: Ovulum.
STRASBURGER zunächst: Ovarium, später: Ovulum.
EICHLER: Ovulum.
CELAKOVSKY: Ovulum, das ganze Sporophyll darstellend.

WORSDELL schließt sich ganz CELAKOVSKYS Ansichten an. Meiner Ansicht nach sind, wie früher betont, nicht alle Fruktifikationsorgane der *Coniferen* einander homolog, sondern es gibt Blüten und Infloreszenzen. Ich stimme mit CELAKOVSKY darin überein, daß ich die Samenschuppe bei den *Taxodineen* (in meinem reduzierten Sinne) und bei den *Abietineen* für einen metamorphosierten Kurztrieb halte, aber ich möchte nicht so weit gehen, sie mit bestimmten Teilen dieses Kurztriebes zu indentifizieren; der Kurztrieb ist meines Erachtens so sehr umgebildet, daß eine so weit in Details gehende Homologisierung mir aussichtslos scheint.

Siebente Vorlesung.

Die Taxodineae.

Von den beiden Gruppen der *Taxodineen* und *Abietineen* scheinen mir die ersteren die primitiveren, und ich fange also die Besprechung der

Taxodineen

hiermit an, wozu meiner Ansicht nach nur folgende Genera gehören: *Cryptomeria, Taxodium, Glyptostrobus,* wovon letztere Gattung, wenn überhaupt, von *Taxodium* nur sehr wenig verschieden ist, und *Sciadopitys.*

Fangen wir mit

Cryptomeria

an. Das Genus wird von EICHLER, ENGLER und PRANTL in folgender Weise charakterisiert:

Männliche „Blüten“ in Aehren, weibliche „Blüten“ einzeln am Ende kurzer Zweige. Staubblätter mit 4–5 rundlichen Pollensäckchen und breit-dreieckiger Endschuppe. Zapfen eiförmig, oft am Gipfel etwas durchwachsen. Fruchtblätter in halber Höhe mit kammförmiger, 4—5-spaltiger, aufrechter Innenschuppe und kürzerer, hakenförmig zurückgebogener Außenschuppe. Ovula 3 (bis 6) nahe der Basis des Fruchtblattes eingefügt, aufrecht, scharf 2—3-kantig: Kotyledonen meist 3. Blüten einhäusig.

Nur eine Art.

Cryptomeria japonica DON.

Dieser Baum bildet auf Gebirgen des südlichen Japans in einer Erhebung von 200—400 m ausgedehnte Wälder, steigt nur selten in die Täler hinab. Nach Dr. MAYR, sagt BEISSNER, gedeiht sie im mittleren Japan auf allen Bodenarten und Standorten; an der nördlichen und südlichen Grenze zieht sie sich auf vulkanische Gebirgsböden zurück; die größten Waldungen liegen im Norden der Insel Hondo in reinen oder in Mischbeständen mit Laubhölzern. MAYR in „Fremdländische Wald- und Parkbäume“, S. 280 bildet 250-jährige Bäume ab und erwähnt eine forma *Benisugi* mit saffrangelbem Kernholz und eine forma *Honsugi* mit dunklem, engringigem, sehr dauerhaftem Holz, während die forma *Kurosugi* dunkelrotbraunes Kernholz hat und sehr raschwüchsig ist.

Die *Cryptomeria* bildet, abgeschlagen, zahlreiche Stockausschläge und wird in Japan zuweilen als Niederwald mit 25—30-jährigem Umtriebe behandelt. Sie kommt auch in China in einer Höhe von 1000 m besonders in der Provinz Che-Kiang vor und wird auch viel kultiviert. Sie wurde 1844 in Europa eingeführt.

Es ist ein schöner, großer Baum mit eirunder Krone, der bei einer Höhe von 40 m einen Stammdurchmesser von 1—2 m erreicht und ein dichtes, leichtes Bau- und Nutzholz liefert. Der Stamm ist schlank und sehr gerade, mit braunroter Rinde. Die Aeste sind dicht gestellt, rund, abstehend oder aufrecht abstehend. Die Blätter sind blaugrün, dichtstehend, fünfreihig unten angewachsen, herablaufend, oben frei, aufrecht abstehend, linealpfriemlich, sichelförmig-spitz, mit herablaufendem Mittelnerv, unten scharf und oben stumpf gekielt, dreieckig oder stumpfviereckig, 12—25 mm lang, die oberen kürzer. Zapfen braunrot, 16—30 mm lang und fast ebenso breit. Samen kaum kürzer als die Schuppen, braunrot, 8 mm lang, $2^1/_2$—3 mm breit. In Japan in mächtigen Exemplaren einzeln oder in prächtigen uralten Alleen kultiviert, dort wild in Waldbeständen und untermischt mit *Chamaecyparis* und *Thujopsis*.

Auch in holländischen Gärten finden sich mache schöne Exemplare, z. B. bei Herrn de Vos tot Nedervoort Cappel zu Velp.

Die Frage, ob der weibliche Kegel hier eine Infloreszenz oder eine Blüte darstellt, wird, wie mir scheint, schon auf den ersten Blick zugunsten der Infloreszenz entschieden, weil offenbar die ♀ Kegel dieselbe Stellung einnehmen wie die ♂ Infloreszenzen.

Zu diesem Resultate gelangt auch Bayer (A): „Zur Deutung der weiblichen Blüten der Cupressineen nebst Bemerkungen über Cryptomeria“, Beih. z. Bot. Centralbl., 1908, XXIII, S. 27—45, auf S. 28:

„Eichler macht auf die Aehnlichkeit der inneren Fruchtschuppenverdickungen bei *Taxodium*, *Sciadopitys*, *Cryptomeria* aufmerksam und will in ihrer Größe und Ausbildung einen gewissen Uebergang erblicken, wodurch er seine Ansicht begründet, daß alle diese Bildungen mit der zusammengesetzten Fruchtschuppe der *Abietineen* homolog sind. In welch überraschender Weise aber eine solche äußere Aehnlichkeit zu irrigen Schlüssen führen kann, zeigt sich am besten bei der Gattung *Cryptomeria*. Die Fruchtschuppe von *Cryptomeria* unterscheidet sich von derjenigen bei *Arthrotaxis* nur dadurch, daß die wulstige Anschwellung oberhalb der Eichen bei *Cryptomeria* in 2—6 Zähne gespalten, also in der Form eines Kammes (Crista) ausgebildet ist. Die wahre morphologische Natur der ganzen ‚Fruchtschuppe‘ ist dennoch bei den beiden Gattungen völlig verschieden. Während bei *Arthrotaxis* die ‚Fruchtschuppe‘ ein einfaches Fruchtblatt vorstellt, dessen innerer Teil wulstartig angeschwollen ist, hat der kammartige Wall bei *Cryptomeria* (Fig. 128, 1 Cr) eine ganz andere Bedeutung, er ist ebenso vielen zusammengewachsenen Phyllomen eines axillären Fruchtsprosses (dessen Achse zur Verkümmerung gelangte) gleichwertig, so viele Zähne er besitzt: die anhängselartige Blattspitze, welche dem Rücken des Kammes aufsitzt (Fig. 128, 1 B), stellt eine Stützbraktee dieses Fruchtsprosses vor. Diese Erklärung, welche für die *Cryptomeria*-Fruchtschuppe von Velenovsky gegeben wurde, wird durch das Verhalten der ‚Fruchtschuppen‘ an den häufig vorkommenden durchwachsenen Zapfen und durch die Stellung, Zahl und Orientierung der Gefäßbündel bestätigt.“

Als Beweise führt er an:

„Eine sehr häufige Erscheinung bei *Cryptomeria* sind durchgewachsene Zapfen (Fig. 128, 1). Die oberen Schuppen eines solchen Zapfens verlieren plötzlich die innere kammartige Anschwellung, und gleichzeitig verschwinden immer auch die Samenanlagen, was uns klar und deutlich lehrt, daß zwischen den beiden Bildungen, der ‚Crista‘ und den Eichen, ein Zusammenhang besteht.

Unterhalb der fertilen Fruchtschuppen stehen einige breitere Schuppen, welche nach unten allmählich in die normale, nadelförmige Form übergehen. Von den letzteren Schuppen pflegen einige in ihrer Achsel manchmal kleine Knospen oder sterile Aestchen zu tragen (Fig. 128, 1 s). Solche sterile Axillarsprosse (Fig. 128, 3—6) beginnen immer mit zwei gegenüberstehenden lateralen Blättchen (Prophylla α, β), das dritte Nadelblatt (c) steht adossiert, das vierte (d) auch fast in der Mediane dem adossierten gegenüber. Die folgenden Phyllome stehen in der normalen spiraligen Stellung. Sind solche Achselknospen verkümmert

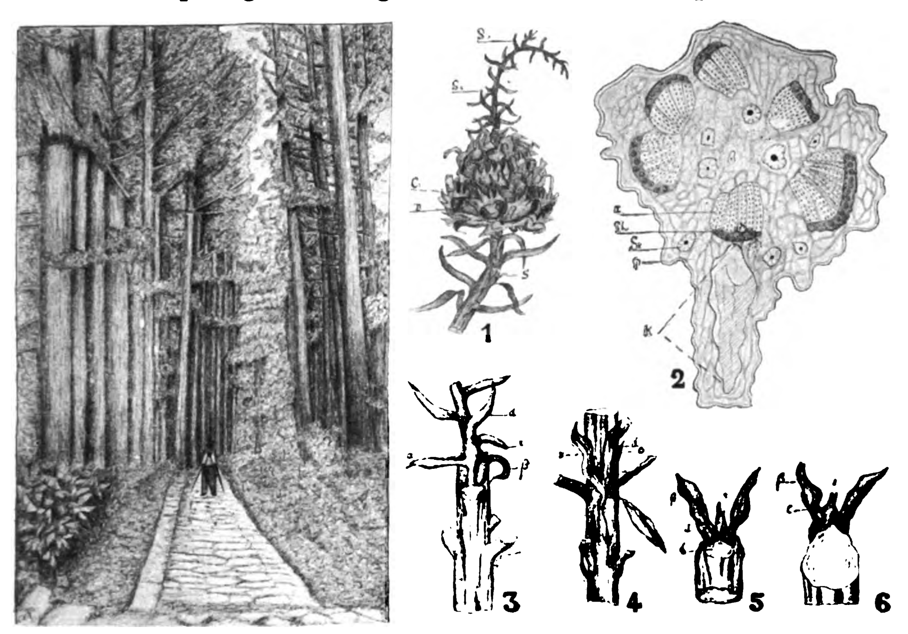


Fig. 128. Cryptomeria japonica Don. Links Waldweg in Japan, nach Beissner. Fig. 1—6 nach Bayer. 1 Durchgewachsener Zapfen. B Braktee, Cr kammartige Samenschuppe (Crista), S_1, S_2, S_3 sterile in der Achsel der einzelnen Nadelblätter stehenden Knospen bezw. Aestchen. — Die unteren und die oberen Schuppen des Kegels einfach, steril und ohne den kammartigen Auswuchs. 2 Querschnitt durch den mittleren Teil einer fruchtbaren Samenschuppe mit fünfzähniger Crista, die Zahl und Orientierung der Leitbündel zeigend, von denen das unten in der Mitte stehende der Braktee, die übrigen der eigentlichen Samenschuppe angehören, welche demnach aus 5 Phylomen des axillaren Sprosses zusammengesetzt erscheint. x Xylem, Ph Phloem, P Grundparenchym, Sk Sklereiden, k Harzkanal der Braktee mit Harz. 3 Ein steriles, in der Achsel der Nadel b auf der Achse eines durchgewachsenen Zapfens stehendes Aestchen mit ein wenig vergrößerten Vorblättern α, β; e, d die folgenden Nadelblätter. 4 Eine sterile Achselknospe der durchwachsenden Zapfenachse mit deutlich vergrößerten Vorblättern α, β. außer diesen nur noch zwei Nadeln (c, d) entwickelt, die Knospenachse verkümmert. 5 Eine noch mehr reduzierte Knospe. Die Vorblätter in der Mediane einander genähert. Buchstaben wie in Fig. 3 und 4. 6 Dieselbe Knospe von rückwärts (von der Achsenseite).

(Fig. 128, 4—6), so pflegen die Prophylla α, β auffallend vergrößert und in der Mediane hinter der Stützbraktee mehr oder weniger einander genähert zu sein, ja sie berühren sich manchmal mit ihren Rändern, während sie an der der Achse zugewandten Seite voneinander weiter entfernt sind (Fig. 128, 6). Das dritte Phyllom (c) ist in der Regel bedeutend kleiner, das vierte (d) dagegen etwas größer. Die anderen Blättchen pflegen oft rückgebildet zu sein.

In der Vergrößerung und Annäherung in der Mediane der ersten zwei Blättchen des Axillarsprosses sehen wir ganz analoge Verhältnisse, wie man sie bei den durchgewachsenen *Larix*-Zapfen wahrnimmt, mit dem Unterschiede, daß die transversalen Schuppen bei *Cryptomeria* mit ihren vorderen, bei *Larix* dagegen mit den hinteren (der Achse zugekehrten) Rändern zueinander rücken.

Verkümmerte sterile Achselknospen findet man öfter auch in der Achsel der Schuppen, welche auf die durchgewachsenen Zapfen oberhalb der eigentlichen ‚Fruchtschuppen' folgen (Fig. 128, 1, S_2, S_3).



Fig. 129. Cryptomeria japonica, nach Beissner und Engler. 1 Zweig mit ♂ und ♀ Infloreszenz. 2 ♂ Infloreszenz (Blütenähre). 3 Zweig mit ♂ und ♀ Infloreszenz. 4 Braktee und Samenschuppe, von außen betrachtet, 5, 6 von der Seite betrachtet. 7 Samen. 8, 9 Mikrosporophylle.

Das gleichzeitige Verschwinden der Crista und der Eichen und das Erscheinen der sterilen Achselknospen anstatt der Crista sowohl oberhalb, als auch unterhalb der fertilen ‚Fruchtschuppen' läßt mit voller Sicherheit annehmen, daß die ‚Crista' der Fruchtschuppe mit den Blättern eines Axillarsprosses gleichwertig und zwar aus so vielen zusammengewachsenen Schuppen des letzteren entstanden ist, in wie viele Zähne sie gespalten ist."

Mir scheint diese Schlußfolgerung allerdings zu weit ins Detail zu gehen und zu wenig begründet zu sein. Besser scheint mir folgendes:

„Die Richtigkeit dieser Deutung der ‚Crista' wird sehr schön durch die anatomischen Verhältnisse illustriert. Wenn die Zähne der ‚Crista' als Phyllome einer verkümmerten Achse angehören, so müssen sie auch zu derselben wie zu ihrem Zentrum orientiert sein. Die Querschnitte durch die ganze ‚Fruchtschuppe' lassen wirklich so viele deutlich gesonderte Gefäßbündel erkennen, aus wie vielen Phyllomen (die Stützbraktee mitgerechnet) die ganze Fruchtschuppe zusammengesetzt ist (Fig. 128, 2). Alle Gefäßbündel sind so gestellt, daß ihr Xylem nach innen, das Phloem nach

außen gekehrt ist, wie es auch die ursprüngliche Stellung einzelner Phyllome voraussetzt."

Die x-Generationen von *Cryptomeria*

wurden von Lawson in seinem Artikel: „The gametophyles, fertilization and embryo of Cryptomeria japonica", Annals of Botany, XVIII, 1904, p. 417 ff. beschrieben.

Das Material entstammte Bäumen vom Campus der Leland Stanford University, sowie solchen, welche an einem anderen Orte in Kalifornien

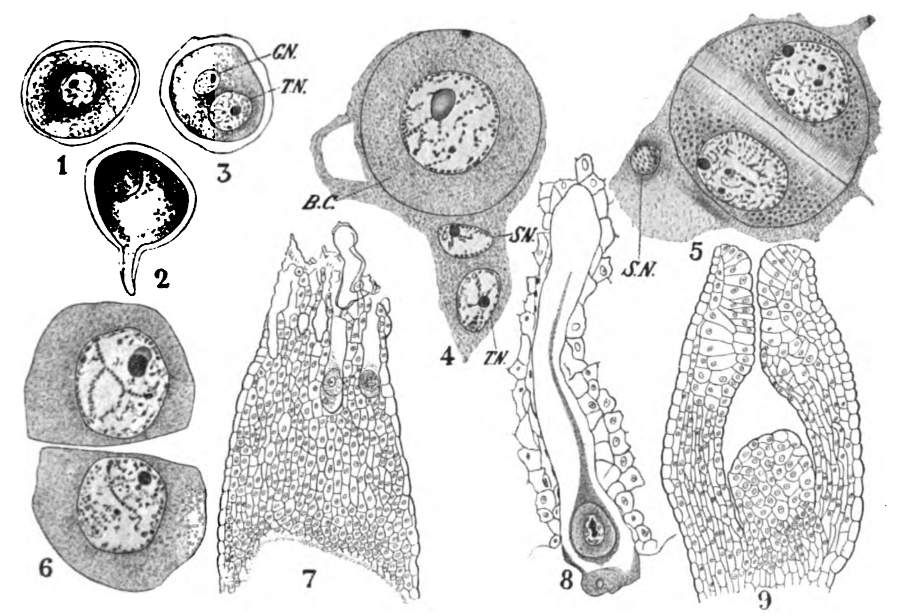


Fig. 130. Cryptomeria japonica, nach Lawson. 1 Mikrospore bald nach der Trennung der Tetraden. 2 Eine Mikrospore mit dem hakenförmigen Fortsatz. 3 Mikrospore, bald nachdem sie auf dem Nucellus angelangt ist, GN generativer Kern, TN Schlauchkern. 4 Die Körperzelle (BC), der Stielkern (SN) und der Schlauchkern (TN), so wie sie an der Spitze des Pollenschlauches liegen. 5 Die Körperzelle in Teilung. 6 Die zwei männlichen Zellen gerade vor der Trennung. 7 Nucellusspitze mit wenigstens 4 vordringenden Pollenschläuchen. 8 Ein Pollenschlauch im Begriff, seinen Inhalt in der Vertiefung neben dem Archegonkomplex zu entlassen. 9 Junges Ovulum im Begriff, die Mikropyle zu schließen.

kultiviert wurden. Zur Konservierung eignet sich am besten Flemmings schwache Lösung und Flemmings starke Lösung, mit einem Volum Wasser verdünnt, aber auch Chromessigsäure lieferte gute Resultate.

Die ♂ x-Generation.

Die männlichen Blüten erscheinen schon in der ersten Oktoberwoche, Bestäubung findet aber erst im März des nächsten Jahres statt. Die Tetradenbildung findet im November statt, die Pollenkörner sind meistens isoliert vor dem 1. Dezember. Sie sind anfangs mehr oder weniger kugelig und haben eine dünne Membran (Fig. 130, 1), bald jedoch verdickt sich diese, und es bildet sich ein kleiner hakenförmiger Fortsatz

an einer Seite (Fig. 130, 2). Etwa 4 oder 5 Wochen vor der Bestäubung vergrößert sich der Nucleus und bereitet sich auf die Teilung vor. Die Teilung findet so statt: ; sterile Prothalliumzellen werden also nicht gebildet.

In der zweiten Hälfte des Februar, wenn die weiblichen Blüten gerade sichtbar werden, findet das Stäuben statt, wobei die Zweige des Baumes etwa 2 Wochen lang ganz gelb sind von der ungeheuren Pollenmenge, welche auf sie fällt. Da die weiblichen Infloreszenzen zu dieser Zeit geöffnet sind, ist es fast unmöglich, daß sie keinen Pollen erhalten.

Um diese Zeit gemachte Längsschnitte zeigten das Integument des Ovulums etwas über die Nucellusspitze emporgehoben, mit offener

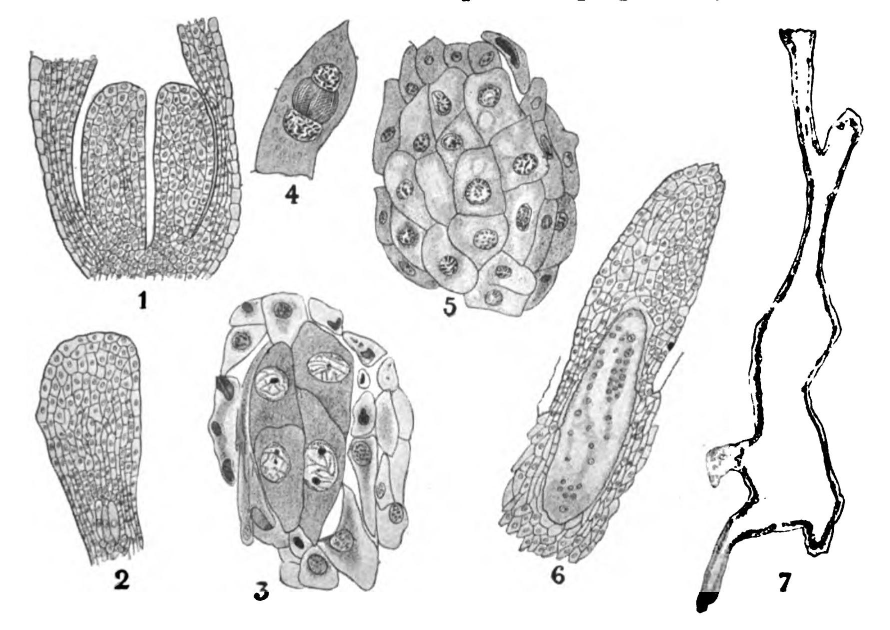


Fig. 131. Cryptomeria japonica, nach Lawson. 1 Längsschnitt zweier jungen Makrosporangien innerhalb eines Integuments. 2 Längsschnitt eines Nucellus, die Lage der sporogenen Zellen (unten) zeigend. 3 Vier Makrosporenmutterzellen. 4 Die Spindel der Reduktionsteilung in der Makrosporenmutterzelle. 5 Ein Längsschnitt, wenigstens 14 Makrosporen zeigend. 6 Längsschnitt des Nucellus mit einer gekeimten, vielkernigen Makrospore. 7 Längsschnitt eines etwas älteren Stadiums einer gekeimten Makrospore.

Mikropyle. 3—8 Pollenkörner wurden immer auf der Spitze des Nucellus angetroffen. Hier bleiben die binukleären Pollenkörner (Fig. 130, 3) etwa 3—4 Wochen ohne weitere Veränderung. Die Mikropyle schließt sich inzwischen durch Verlängerung der inneren Integumentzellen, gerade wie bei *Sequoia* (Fig. 130, 9).

Die Pollenschläuche wachsen sofort in den Nucellus hinein, gerade auf das Prothallium zu (Fig. 130, 7). Fig. 130, 8 zeigt einen typischen Pollenschlauch: Schlauchkern, Stielkern und Körperzelle liegen an der Spitze und werden alsbald in die Vertiefung, welche sich neben dem Archegonkomplexe befindet, entlassen werden. Etwa Mitte Juni teilt sich die Körperzelle in zwei männliche Zellen, ohne daß Blepharoplasten nachgewiesen werden konnten (Fig. 130, 5). Die männlichen Zellen sind

gleich groß (Fig. 130, 6), runden sich alsbald ab, und beide funktionieren, wobei die ganze männliche Zelle in das betreffende Archegon eintritt. Die männliche x-Generation weicht also von der von *Sequoia* ab, zeigt aber große Aehnlichkeit mit der von *Thuja* und *Taxodium*.

Die ♀ x-Generation.

Es werden 3 oder 4 Makrosporenmutterzellen gebildet, etwas oberhalb der Insertionsstelle des Integumentes (Fig. 131, 1, 2, 3). Jede Mutterzelle teilt sich zweimal, so daß 12—16 Makrosporen gebildet werden (Fig. 131, 5). Nur eine von ihnen keimt und bildet ein Prothallium (Fig. 131, 6). Ein Tapetum wie bei *Taxodium* fehlt. Die Endospermbildung findet zunächst in der von Fräul. SOKOLOWA beschriebenen für *Coniferen* üblichen Weise statt, mittels nach innen offener Alveolen oder primärer Prothalliumzellen, wie sie LAWSON nennt (Fig. 132, 1—7). Diese primären Prothalliumzellen werden alsbald multinukleär und schließen durch ihr Wachstum nach innen allmählich die zentrale Vakuole. Die Membranen dieser primären Zellen sind sehr dünn und unvollständig. Sie erstrecken sich nicht über die ganze Breite des Prothalliums und nehmen nicht teil an der Bildung der permanenten Zellwände des Prothalliums.

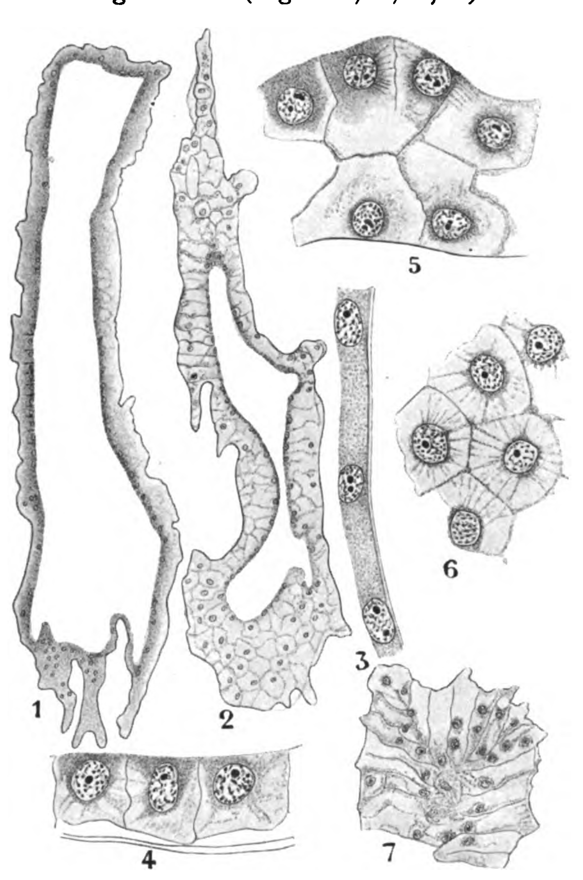


Fig. 132. Prothalliumbildung bei **Cryptomeria japonica**, nach LAWSON. 1 Keimende Makrospore, links erster Anfang der Alveolenbildung. 2 Aelteres Stadium, die Alveolen wachsen nach innen. 3 Protoplasmatischer Wandbelag vor der Alveolenbildung. 4 Sehr junge Alveolen, stärker vergrößert. 5 Etwas älteres Stadium, Teilung der Kerne in den Alveolen. 6 Ein Schnitt des parietalen Plasmas parallel mit der Innenseite, die Bildung der Alveolenwände zwischen den Kernen zeigend. 7 Längsschnitt der Spitze des Prothalliums, die unvollständige Wandbildung um die Alveolen und deren Vielkernigkeit zeigend.

Die permanenten Zellwände werden durch eine ganz eigentümliche Weise freier Zellbildung geformt. Die Weise, in welcher dies geschieht, ist sehr verschieden von allem, was bisher über Endospermbildung bekannt war. Hunderte der freien Kerne teilen sich simultan (Fig. 133, 1). Wenn die Tochterkerne an den Polen der Spindeln gebildet werden,

vermehren sich die zwischen denselben ausgesponnenen Kinoplasmafäden (Fig. 133, 2—4) und biegen sich allseitig nach außen (Fig. 133, 5—7). Keine Zellplatte wird zwischen den Tochterkernen gebildet. Diese Fäden vermehren sich immer mehr und biegen sich immer mehr nach außen, dies geht so weit, bis die beiden Tochterkerne ganz von einer Schicht von Kinoplasmafasern eingehüllt werden (Fig. 133, 7), die Fibrillen liegen alle an der Außenseite der fast sphärischen, so gebildeten Strukturen. Durch laterale Fusion werden die Fibrillen nach und nach in eine Membran umgewandelt, welche die beiden Kerne vollständig einhüllt (Fig. 133, 7—9). Diese eigentümliche freie Zellbildung findet in dem ganzen Prothallium statt mit Ausnahme der Region der Archegoninitialen.

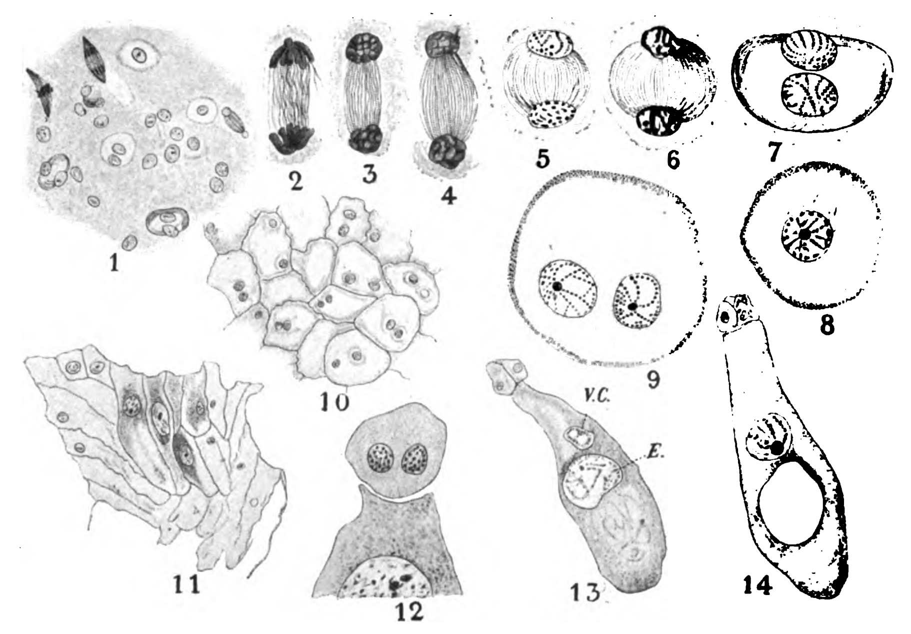


Fig. 133. Cryptomeria japonica, permanente Wandbildung im Prothallium und Archegonbildung, nach LAWSON. 1 Anfang der freien Zellbildung. 2—4 Kernteilungsfiguren. 5 Auswärtsbiegung der kinoplasmatischen Fäden. 6 Etwas älteres Stadium. 7 Die beiden Tochterkerne ganz von den kinoplasmatischen Fäden eingehüllt. 8 Ein Schnitt durch die Fig. 133, 7, senkrecht zu den kinoplasmatischen Fäden, wodurch diese als kleine Punkte erscheinen, ihre Fusion bildet die Zellwand. 9 Idem (die zwei Kerne können nicht bei derselben Einstellung des Mikroskopes gesehen werden). 10 Ein Teil des Prothalliums bald nach der freien Zellbildung, die Zellen also sämtlich zweikernig. 11 Eine Gruppe von Archegoninitialen an der Prothalliumspitze. 12 Teilung der Halszelle des Archegons. 13 Längsschnitt eines Archegons, VC Bauchkanalzelle, E Eizelle. 14 Längsschnitt eines typischen reifen Archegons fertig zur Befruchtung.

Da Hunderte von solchen Strukturen gebildet werden, platten sie sich gegenseitig ab. Durch diesen Druck fusionieren die benachbarten Membranen, und dies ruft den Eindruck eines gewöhnlichen cellularen Gewebes hervor. Das Prothallium macht also eine Periode durch, in welcher die Mehrzahl der Zellen zweikernig ist. Nachdem dieses zweikernige celluläre Gewebe gebildet worden ist, schreitet die Kernteilung in normaler Weise fort, und so werden Zellplatten zwischen den Tochterkernen gebildet.

Die Archegonien.

Die Archegoninitialen wurden zuerst beobachtet in Material etwa vom 25. Mai, eben bevor das prothalliale Gewebe ordentlich ausgebildet war.

Sie liegen immer an der Spitze des Prothalliums, und es sind meistens periphere Zellen, aber einige wurden oft in ein oder zwei Zellschichten unter der Oberfläche gefunden. Fig. 133, 11 zeigt eine Gruppe solcher Initialen. Die Entwicklung verläuft weiter sehr schnell. Zunächst wird die primäre Halszelle abgeschnitten, welche sich alsbald teilt (Fig. 133, 12, 13). Diese beiden Halszellen sind auf dem Längsschnitte leicht sichtbar, und überhaupt sind auf dem Längsschnitte nie

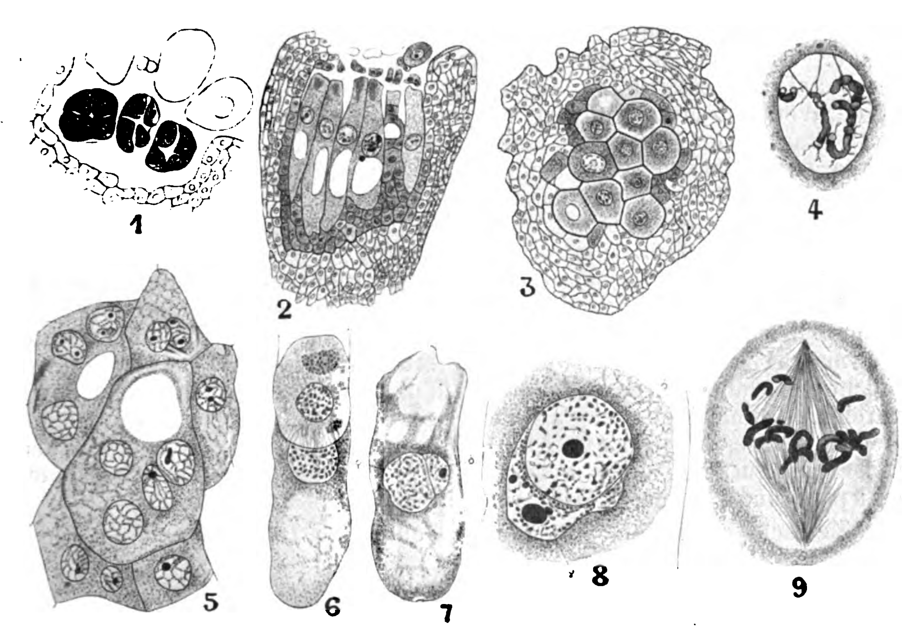


Fig. 134. Cryptomeria japonica, nach LAWSON. 1 Querschnitt durch 3 Archegonien, in jedem die 4 Halszellen zeigend. 2 Eine typische Archegoniengruppe, die Mantelzellen umgeben die ganze Gruppe, hie und da zwischen den einzelnen Archegonien vordringend. 3 Querschnitt durch eine Archegongruppe in der Höhe der Kerne. 4 Der Zentralkern, gerade vor seiner Teilung in Ei- und Bauchkanalkern. 5 Eine Gruppe von Mantelzellen, deren Vielkernigkeit zeigend. 6 Ein Archegon mit eben eingedrungener männlicher Zelle. 7, 8 Kopulation der ♂ und ♀ Kerne. 9 Die erste Teilung des Zygotenkernes.

mehr als 2 Halszellen zu sehen. Querschnitte zeigen aber, daß durch Teilung senkrecht zur ersten Teilung die primäre Halszelle 4 Halszellen gebildet hat (Fig. 134, 1). In einem Falle wurden sogar 8 in zwei Etagen angetroffen. Ein Bauchkanalzellkern wird dann gebildet, degeneriert aber bald (Fig. 133, 13, 14).

Es gibt 8—15 Archegone, welche (wie bei den *Cupressineen*) eine Gruppe, und zwar fast immer eine einzige kompakte Gruppe an der Spitze des Prothalliums bilden (Fig. 134, 2). Die Archegonien werden von einer gemeinsamen Mantelhülle umgeben, aber bisweilen werden auch Mantelzellen zwischen den Archegonien angetroffen. Die Mantelzellen sind mehrkernig (Fig. 134, 5) und werden von LAWSON für

modifizierte Archegoninitialen gehalten, ihre Kerne für abortierte Ei-, Bauchkanal- und Halszellen.

Befruchtung und Embryobildung.

Eine einzige männliche Zelle tritt in das Archegon ein (Fig. 134, 6), und nachdem die sie umgebende Membran[1]) durchbrochen ist, fusionieren die Sexualkerne (Fig. 134, 7, 8). Die erste Segmentierungsspindel (Fig. 134, 9) wird im Zentrum des Archegons angelegt, gerade oberhalb der Stelle, wo der Zygotekern entstand.

Nach der zweiten Teilung begeben sich die 4 Kerne nach der Basis des Archegons und erleiden eine zweite Teilung; inzwischen haben sich aber die Kerne in zwei Etagen angeordnet. Jetzt werden zwischen den Kernen Wände gebildet, und dann teilen sich die Kerne der oberen Etage. Die zwischen diesen letzteren gebildeten Wände stehen senkrecht auf der Längsachse des Archegons, aber die obere Etage bildet keine Wände zwischen ihren Kernen. Der Embryo besteht jetzt aus zwei Etagen von Zellen und aus einer Etage freier Kerne. Die mittlere Etage entwickelt sich zu langen gebogenen Suspensoren, welche den eigentlichen Embryo in das Prothallium hineinschieben. Adventivembryonen werden gebildet. In allem wesentlichen ist die Embryobildung wie bei *Taxodium*.

Die Zahl der Chromosomen ist, so weit dies bestimmt werden konnte, 9 oder 10 in der x- und 18 oder 20 in der 2x-Generation.

In bezug auf den Archegonkomplex und in der Anwesenheit echter Spermazellen stimmt *Cryptomeria* mit den *Cupressineen* überein, ich möchte sie aber ihrer weiblichen Infloreszenz wegen doch nicht damit vereinigen und stelle sie an den Anfang der Inflorescentiales, einer Reihe, welche, mit einem Archegon und mit nackten ♂ Kernen endend, sich sehr gut von einer Form wie *Cryptomeria* mit einer Archegongruppe und Spermazellen ableiten läßt.

Betrachten wir jetzt das zweite Genus der *Taxodieae*:

Taxodium.

Die Gattung wird von Beissner in solcher Weise gefaßt, daß er *Glyptostrobus* als mit ihr synonym betrachtet. *Glyptostrobus heterophyllus* Endl., die einzige Art dieses Genus, führt er unter dessen Synonym *Taxodium heterophyllum* Brogn. an, wie auch Bentham und Hooker unter Einziehung der Gattung *Glyptostrobus* tun. Beissner bemerkt jedoch:

„Die ganze wissenschaftliche Diagnose läßt eine abnorme Entwicklung, zumal der Zapfen, nicht verkennen. Nach Eichler in Engler und Prantl, S. 91 unterscheidet sich *Glyptostrobus* von *Taxodium* nur durch das unbedeutende Merkmal der an der Basis geflügelten Samen. Endlichers Angabe der schildförmigen Zapfenschuppen bei *Taxodium* und der dachziegeligen bei *Glyptostrobus* trifft nicht zu, da dieselben auch bei *Taxodium* dachig sind. Wichtiger wären die nach Carrière abfallenden Zapfenschuppen, aber auch dieses Merkmal trifft nach Köhne, der auch die Gattung *Glyptostrobus* nicht anerkennt, nicht zu, die Schuppen sitzen sowohl bei *Glyptostrobus* wie bei *Taxodium* leidlich

1) Gemeint ist wohl Plasmaschicht.

fest, lassen sich aber bei geringer Nachhilfe leicht lösen. Weniger von Belang ist, daß die Blätter der älteren wie der jüngeren Zweige allseitswendig sind. Nur Aussaaten und etwaige Rückschläge der Sämlinge zu *T. distichum* könnten die Frage, ob die Form eine Art oder gar eine abweichende Gattung darstellt, entscheiden. Die Pflanze stammt aus China, wurde 1815 in der Kultur eingeführt und seit der Zeit stets nur durch Veredelung auf *Taxodium distichum* fortgepflanzt.“

Taxodium ist demnach wohl das einzige hierher gehörige Genus außer *Cryptomeria* und *Sciadopitys* und wie folgt charakterisiert.

Blüten einhäusig, männlich, an diesjährigen fast blattlosen (Fig. 135, 1), mit Schüppchen besetzten Zweigchen zahlreich, traubig-ährig, je eine

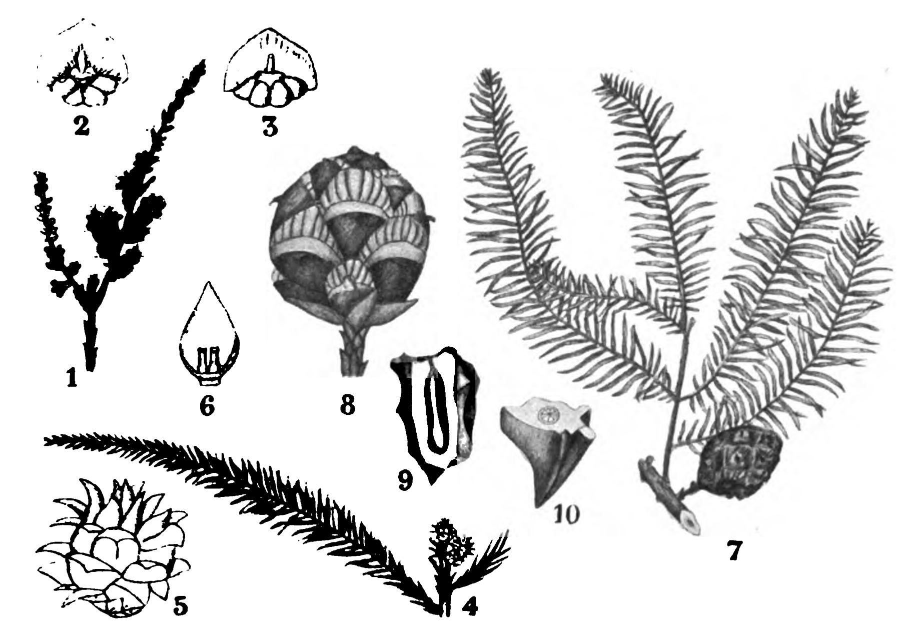


Fig. 135. Taxodium distichum. Fig. 7 nach BEISSNER, alle andern nach RICHARD und EICHLER in ENGLER und PRANTL. 1 Rispe von ♂ Blüten, am Grunde zwei ♀. 2 Staubblatt mit geöffneten, 3 mit geschlossenen Mikrosporangien. 4 Weiblicher Blütenzweig. 5 Weibliche „Blüte“. 6 Samenschuppe mit 2 Ovulis. 7 Zweig mit Kegel. 8 Kegel. 9 Samen im Längsschnitt, 10 im Querschnitt.

durch einen sehr kurzen, dachziegelig-schuppigen Blütenstiel gestützt. Staubfadensäule länglich, zwischen fest sitzenden Brakteen. Antheren spiralig gedrängt auf kurzem Stiele; Anhängselchen des Mittelbandes breit, häutig, am Grunde abgestutzt oder kaum schildförmig, Fächer 4 bis 5 (3 bis 9 nach PARLATORE) auf einem hängenden Stiele, unten zweiklappig. Weibliche Kätzchen auf dem jährigen Zweigchen zerstreut, sitzend kugelig (Fig. 135, 4, 5). Schuppen dicht gedrängt, spiralig, dachziegelig, an der Spitze eirund, abstehend, unterhalb der Mitte die Samenschuppe angewachsen, fleischig verdickt. Eichen 2, an der Basis der Schuppe aufrecht (Fig. 135, 6). Der vergrößerte Zapfen erhärtet, kugelig oder eirund (Fig. 135, 7, 8). Die Schuppen besonders durch die Samenschuppe stark vergrößert, bleibend, an der Basis in einen Stiel verschmälert, an der holzigen Spreite sehr verbreitert, kreisrund,

durch gegenseitigen Druck eckig oder breit eirund, außen in der Mitte der Braktee durch eine genabelte oder gebogene Spitze und gegen den Rand hin durch eine gebogene Linie kleiner Höcker oft ausgezeichnet, oder alle glatt. Schuppen bei der Reife aufspringend, nach dem Samenausfall bleibend. Samen ziemlich groß, Schale verdickt, lederartig oder fast korkartig, außen glänzend, unregelmäßig dreieckig oder fast geflügelt, an der Basis sehr kurz zusammengezogen. Kotyledonen 5—9. Große sommergrüne Bäume, Knospen behüllt.

Es gehören hierher 2 Arten: *T. distichum*, charakterisiert durch das alljährliche Abwerfen ihrer Kurztriebe, und *T. mexicanum* aus Mexiko, welche sich von ihr hauptsächlich durch den Umstand unterscheidet, daß die Blattzweige erst im 2. Jahre abgeworfen werden. Wir wollen nur erstere besprechen.

Taxodium distichum

ist ein hoher Baum von 30—46 m Höhe, bis 10 m Stammumfang und weit ausgebreiteter, schirmförmiger Krone. Der Stamm ist kegelförmig, mit braunroter Rinde. Aeste und Zweige sind horizontal ausgebreitet. Die Blätter zweizeilig, abwechselnd, dichtstehend, frischgrün, lineal spitz, gerade oder etwas gebogen, 10—17 mm lang, kaum 1 mm breit (Fig. 135, 4, 7), an den Spitzen der jungen Zweige oft schuppenförmig, im Herbst mit diesen abfallend. Zapfen (Fig. 135, 8) fast sitzend, kugelig-oval, 20—32 mm lang, 18—28 mm breit, selten kleiner. Zapfenschuppen 10—12, spiralig gestellt, schild- oder fast trapezförmig, auf dem Rücken unterhalb der Mitte stachelspitzig, oben am Rande unregelmäßig gekerbt (Fig. 135, 8). Samen zwei oder durch Fehlschlagen einer. Etwa um das Jahr 1640 in Europa eingeführt.

In Nordamerika in Sümpfen und an Flußufern, von der Mississippiquelle in Louisiana, wo sie zumal die sogenannten Zypressensümpfe bildet, in Texas, Arkansas, Carolina, Maryland und in Florida bis zum 43° N. B., hier aber selten.

Sie wächst nur auf feuchtem Boden, auf trocknem verkümmert sie, wenn nicht ein günstiger Grundwasserstand für Feuchtigkeitszufuhr sorgt. Folgendes ist meinem: The formation of the so-called Cypress-Knees on the Roots of the Taxodium distichum RICHARD, Studies from the Biological Laboratory of the Johns Hopkins University, V, No. 4, 1893 entnommen.

Ein jeder, der die sumpfigen Stellen, wo *Taxodium distichum* zu Hause ist, besucht hat, ist betroffen gewesen durch den abweichenden Habitus, welchen diese Pflanze dort in Vergleich zu ihren auf trockneren Boden wachsenden Schwestern hat. *Taxodium* zeigt, wie wir den Baum in botanischen Gärten, auf Grasplätzen in Parks etc. auf einem über das Wasser bedeutend erhobenem Boden wachsend kennen, nichts Besonderes außer seinem eleganten Wuchs und einer schönen Beblätterung, welche ihn zu einem der schönsten jetzt lebenden Bäume machen.

Auf sumpfigem Boden, seinem natürlichen Standorte aber, zeigt der Baum die auffallende Eigentümlichkeit, von einem Kreise großer, kegelförmiger Körper umgeben zu sein, welche senkrecht aus dem Boden hervorragen, als wäre eine Anzahl Zeltpfähle in den Boden geschlagen (Fig. 136).

Diese kegelförmigen Auswüchse des Wurzelsystems sind seit langer Zeit bekannt, und verschiedene Theorien wurden über deren Funktion

aufgestellt. Nach ENGLER und PRANTL, Natürliche Pflanzenfamilien, II. Teil, S. 28 ist es nicht sicher, ob diese Organe normale oder patho-

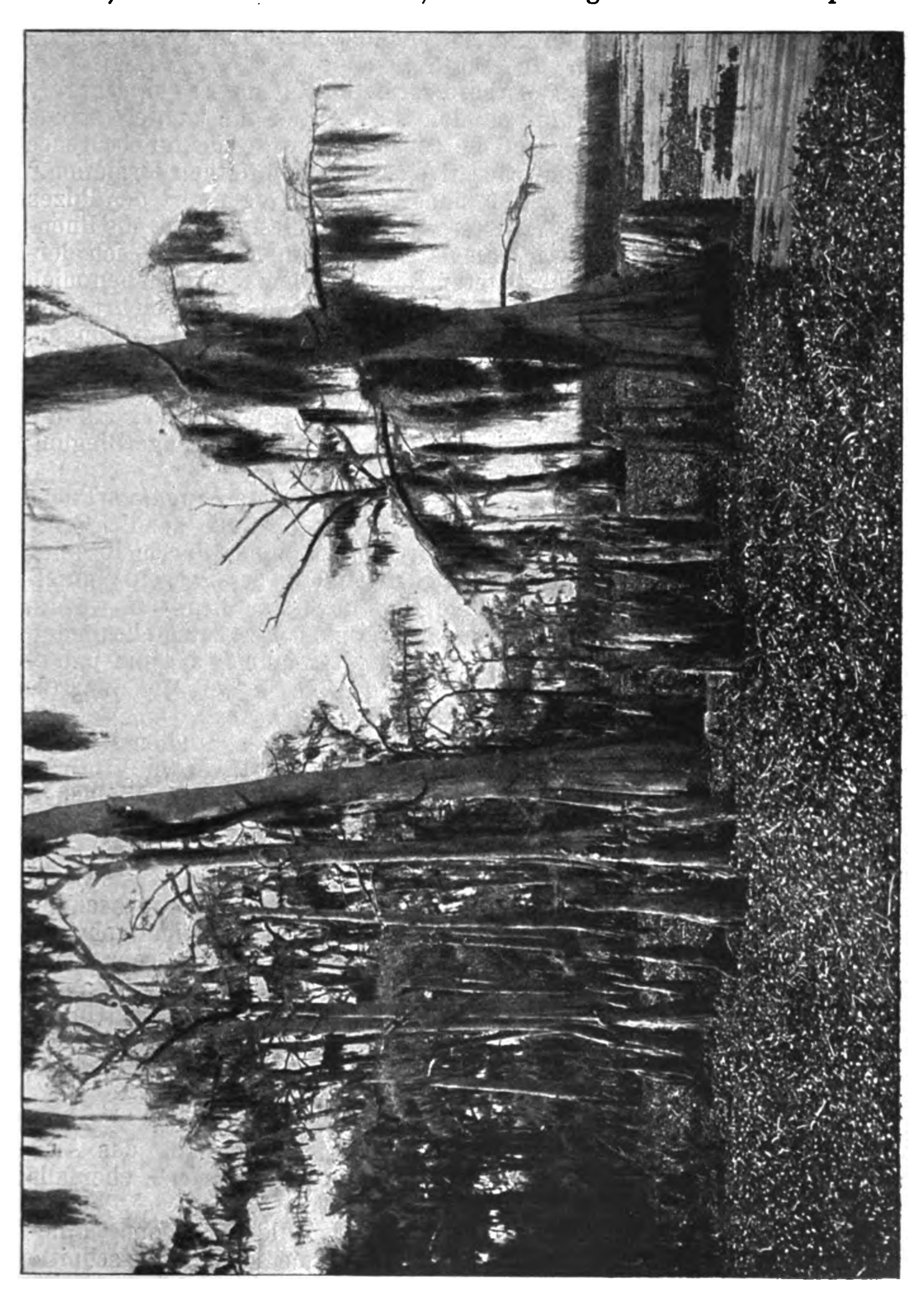


Fig. 136. Aus SCHIMPERs Pflanzengeographie. Florida: Rand eines Sumpfwaldes am Monroe-See. Taxodium distichum mit Tillandsia usneoides behangen, zwischen den Stämmen etwa 1 m hohe Kniebildungen; ringsum auf dem Wasser schwimmend Eichhornia crassipes. Nach einer Photographie des Herrn WEBBER.

logische Bildungen sind. Nach WILSON sind es Atmungsorgane, nach LAMBORN Verankerungsorgane, welche dem großen Baum an dem sumpfigen Standorte die nötige Festigkeit geben. Als ich damals in einigen dieser Organe Pilzsporen fand, konnte ich zu keiner endgültigen Lösung der Frage kommen. Ich sagte damals:

„Regarding the function of these formations I am, as yet, entirely unprepared to give a definite opinion . . . . . as the matter stands now, the fungus may just as well be considered an accidental occurence in the knees as standing in any causative relationship to their formation."

Jetzt bin ich allerdings der Meinung, daß die Gegenwart des Pilzes nur ein Zufall war, und daß WILSON mit Recht diese Organe als Pneumatophoren betrachtet; es war damals zum ersten Male, daß ich dergleichen Bildungen sah, meine späteren Reisen in den Tropen haben mich viele ähnliche Bildungen kennen lernen lassen und mich gelehrt, daß solche Bildungen kaum etwas anderes als Pneumatophoren sein können.

Für die Pneumatophoren von *Bruguiera eriopetala* ist ihre Funktion als Durchlüftungsorgane von G. KARSTEN und M. GRESHOFF bewiesen worden, und dieser Fall ist hier um so mehr heranzuziehen, als die Pneumatophoren dort, wie hier bei *Taxodium*, durch knieförmige Biegung der Wurzeln entstehen.

Für das von KARSTEN und GRESHOFF untersuchte *Bruguiera*-Pneumatophor ergab sich eine überaus große Arbeitsleistung, nämlich eine sehr starke Ausscheidung von Kohlensäure (einmal über 45 ccm in einer Stunde), welche, wie der Vergleich mit der Atmung des ganzen Wurzelsystems einer jungen Pflanze zeigte, ganz unverständlich sein würde, wenn man das erhaltene Resultat nur auf Tätigkeit des zutage liegenden Stückes der Wurzel beziehen wollte. Nur die Annahme, daß die untersuchte Wurzel als Austrittsstelle für einen größeren Teil des Wurzelsystems dient, macht die hohen Zahlen verständlich.

Das Material, welches die Basis meiner damaligen Studien lieferte, sammelte ich im Sommer 1892 am Ufer des James-River in Virginia, etwas östlich von Newport News. Es gab dort nur ein kleines Wäldchen von *Taxodium*, nur einige wenige Acres am salzigen Ufer einnehmend, und mit etwas süßem Wasser, welches hindurch lief. Uebrigens war das Wasser des Stromes salzig genug, um große Mengen Austern zu produzieren, und es zeigten sowohl die in diesem Salzwasser wachsenden *Taxodien*, wie die vom Süßwasser überrieselten die Pneumatophoren. Keines von ihnen (sie können über 1 m hoch werden) war sehr groß, die größten erhoben sich etwa 40 cm über den Boden.

Wenn man nun einen dieser Kegel abschneidet und zur Untersuchung mit nach Hause nimmt, ist man erstaunt, zu finden, daß ein Querschnitt dieses Organes (Fig. 137, 17), d. h. ein Schnitt senkrecht zur Längsachse, keineswegs den Eindruck eines Querschnittes eines *Coniferen*-Holzes, sondern den eines Tangentialschnittes macht.

Hingegen hat ein medianer Längsschnitt bisweilen ganz das Aussehen eines Querschnittes, ein senkrecht dazu geführter, ebenfalls medianer Längsschnitt ist aber ein wirklicher Längsschnitt.

Der Querschnitt des Organes gibt also das Bild eines Tangentialschnittes, zwei senkrecht zueinander geführte mediane Längsschnitte sind sehr verschieden, indem der eine einen wirklichen Längsschnitt, der andere einen Querschnitt eines *Coniferen*-Holzes liefert, während ein zwischen diesen beiden Ebenen geführter Radialschnitt den Eindruck eines schiefen Schnittes macht.

Diese etwas erstaunlichen Tatsachen finden ihre Erklärung in der Entwickelung dieser Pneumatophoren. Wenn wir einen Kegel nicht überm Boden abschneiden sondern ausgraben, so finden wir, daß an zwei entgegengesetzten Enden desselben sich eine Wurzel befindet (Fig. 137, 6, 11, 13), die an der Seite des Baumes befindliche Wurzel ist dünn und verläuft dem Boden etwa parallel, der distale Teil aber wächst fast senkrecht in den Boden hinein und ist sehr viel dicker.

Junge Stadien lehren, daß diese anscheinend zwei Wurzeln in der Tat nur Teile einer und derselben Wurzel sind. Die Geschichte ist folgende:

Außer den tiefer eindringenden Wurzeln bildet *Taxodium* aus der Basis seines Stammes ein System von nahe der Oberfläche verlaufenden Wurzeln. Eine solche Wurzel kann zunächst über eine beträchtliche Distanz fast gerade verlaufen, biegt sich aber dann nach oben, jedoch nur, um sich ebenso plötzlich nach unten zu biegen (Fig. 137, 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 9, 10, 11). In dieser Weise entsteht eine bogenförmig gekrümmte Wurzel. Vom oberen Teile dieses Bogens, welcher genau an der Oberfläche liegt oder sogar sich etwas über sie erhebt, bildet sich der junge Kegel.

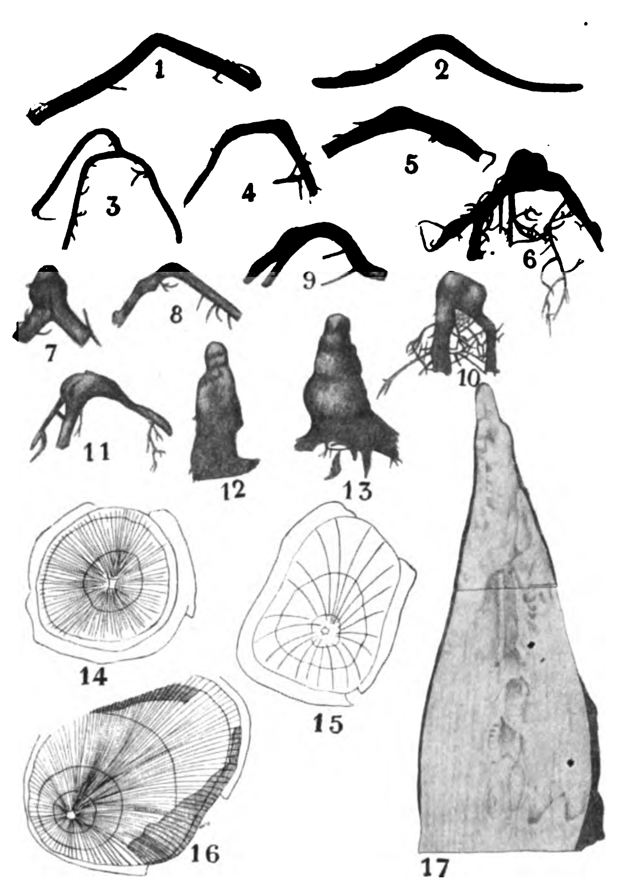


Fig. 137. Kniebildung an den Wurzeln von Taxodium distichum, nach LOTSY. 1—13 Verschiedene Stadien in der Bildung eines Knies (Pneumatophor). 14 Querschnitt einer jungen Wurzel, die erste Anschwellung zeigend, die stellenweise hier und in den folgenden Figuren fehlenden Rindenstücke sind vom Messer fortgenommen. 15 Querschnitt einer älteren Wurzel, schon bedeutendere Anschwellung zeigend. 16 Querschnitt einer Wurzel mit noch älterer Anschwellung, in den arcierten Teilen hat eine Verschiebung der Tracheiden stattgefunden. 17 Querschnitt einer erwachsenen Anschwellung (Pneumatophor).

In seinen jüngsten Stadien ist dieser junge Kegel nichts als eine einseitige, ungewöhnlich reiche, lockere Holzbildung, wie die Querschnitte der Wurzel (Fig. 137, 14, 15, 16) zeigen. Was hier noch ein Querschnitt ist, ist selbstverständlich später ein Längsschnitt des erwachsenen Kegels, und jetzt sehen wir auch, weshalb zwei Längs-

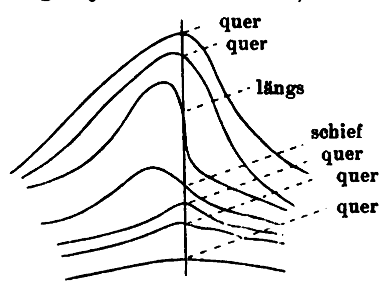
schnitte des erwachsenen Kegels unter sich so verschieden sind, der eine ist nämlich ein Querschnitt, der andere ein Längsschnitt der Wurzel.

Das Pneumatophor ist demnach morphologisch eine beschränkte, lokale, einseitige Hypertrophie der Wurzel, der Querschnitt also ein Tangentialschnitt. Diese lokale Hypertrophie greift über eine gewisse Enfernung hinaus; da aber das übermäßige Wachstum an einem Punkte am stärksten ist und nach den Seiten hin geringer wird, werden kappenähnliche ⌒ Holzschichten nach und nach der einen Seite der Wurzel aufgelagert, und der Tangentialschnitt (resp. Querschnitt der Hypertrophie) ist dann selbstverständlich nicht rein tangential. Wie groß die Abweichung von einer solchen sein wird, hängt von der Steilheit der Kurve ab. Die Hypertrophie des Holzes hebt natürlich das Cambium mit hinauf, so daß der ganze Kegel von einem Cambium überdeckt ist.

Es ist deutlich, daß diese Hypertrophie an der Oberseite der Wurzel Faltung der Schichten der Unterseite dieses Organs zur Folge haben muß. Wir sehen dies deutlich nach Entfernung der Rinde, aber auch schon ohne Präparation, indem die Rinde an der konvexen Seite etwas gefaltet erscheint.

Sorauer hat gefunden, daß bei gebogenen Baumzweigen an der konkaven Seite abnorm viel Holz gebildet wird; das ist auch hier der Fall, aber die große Hypertrophie an der konvexen Seite verbirgt dies dermaßen, daß es sich nur mit dem Mikroskop feststellen läßt.

Wie wir sahen, ist die Region des Maximalwachstums der Hypertrophie sehr begrenzt; sie befindet sich an der Spitze des jungen Pneumatophors. Die nachfolgenden Punkte maximalen Wachstums liegen aber nicht in einer geraden Linie. Mit anderen Worten, die nachfolgenden Punkte maximalen Wachstums liegen nicht senkrecht übereinander, sondern sie liegen jetzt einmal links, dann wieder rechts von der Lotlinie oder vor und hinter ihr. Daraus folgt, daß ein Längsschnitt oder Querschnitt des Kegels nicht über seine ganze Fläche dasselbe Bild darbietet. Wir können demnach auf einem Querschnitt quergeschnittene, längsgeschnittene und schiefgeschnittene Elemente zu Gesicht bekommen, und gleichfalls auf einem Längsschnitt quergeschnittene, längsgeschnittene und schiefgeschnittene Elemente, wie nebenstehendes Diagramm verdeutlicht.



Weitere Eigentümlichkeiten müssen hier außer Betracht bleiben, sie können von Interessenten im Original nachgelesen werden. Es genügt, nachgewiesen zu haben, daß das Pneumatophor eine lokalisierte, einseitige Hypertrophie locker gefügter Elemente ist.

Die eigentümliche Bildung scheint mir aber auch von allgemeinem Interesse, indem sie zeigt, daß zweifellos individuelle Variationen phylogenetische Bedeutung haben können. Der Umstand, daß eine Wurzel sich biegt, ist gewiß nichts Besonderes, es ist wohl kein „Wurzelbiegungs-Pangen“ dem *Taxodium* eingefügt worden. Auch eine Hypertrophie infolge einer Biegung läßt sich ohne Einfügung eines Pangens, resp. ohne Mutation verstehen. Es müssen also wohl durch die Selektion diejenigen Individuen bevorteilt sein, bei welchen die Hypertrophien

am bedeutendsten waren, mit anderen Worten, es muß eine graduelle Varietät Ausgangspunkt der Selektion gewesen sein.

Ueber die Fruktifikation muß noch etwas Näheres gesagt werden.

Von den männlichen Blüten sagt Coker: The staminate Flowers are born on short branches which are either simple or compound. If simple these branches are usually longer and more numerous than if compound. They appear in the fall from near the tips of the branches of the same year, and at the beginning of October or even earlier the young staminate flowers may be seen in the axils of their scale-like leaves.

Die ♂ Infloreszenz ist demnach ein Kurztrieb mit Blüten in den Achseln seiner Blätter.

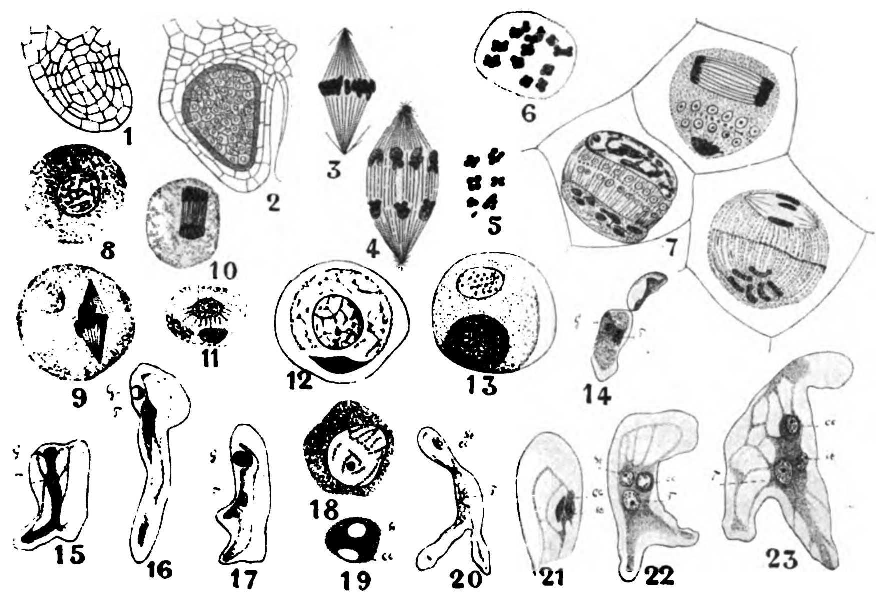


Fig. 138. Taxodium distichum, nach Coker. 1 Junges Mikrosporangium in medianer Längsschicht, das primäre Archespor eine Längsreihe. 2 Mikrosporangium im Oktober, Tapetum differenziert. 3 Die erste Teilung der Mikrosporenmutterzelle. 4 Anaphase dieser Teilung. 5, 6 Chromosomen dieser Teilung, von den Polen gesehen. 7 Die zweite Teilung der Sporenmutterzellen. 8 Mikrospore vor der ersten Teilung, Zellwand nicht gezeichnet. 9—11 Verschiedene Stadien der ersten Teilung der Mikrospore. 12 Mikrospore auf der Spitze des Nucellus, Exine abgeworfen. 13 Mikrospore beim Anfang der Keimung, die generative Zelle anschwellend. 14 Junges Keimstadium, hier und sonst. G Generative Zelle, T Schlauchkern. 15, 16 Weitere Keimstadien. 17 Anfang einer Verzweigung des Pollenschlauches. 18 Generative Zelle unmittelbar vor der Teilung. 19 Selbige geteilt in Stielzelle (St) und Körperzelle (Cc). 20—23 Weitere Keimungs- und Verzweigungsstadien.

Von den weiblichen Kegeln sagt Coker: „The ovulate cones replace the dehiscent short branches."

Offenbar ist also ein weiblicher Kegel das Homologon einer männlichen Infloreszenz und also selbst eine Infloreszenz.

Die x-Generation wurde von Coker in einem Artikel: On the Gametophytes and Embryo of Taxodium, Bot. Gaz., XXXVI, 1903 in ausgezeichneter und überaus eingehender Weise beschrieben an Material, welches in Süd-Carolina, Nord-Carolina und Maryland gesammelt war.

Die ♂ x-Generation.

Die ♂ Blüten befinden sich auf kurzen, unverzweigten oder verzweigten Kurztrieben. Wenn einfach, sind diese Kurztriebe meistens länger und zahlreicher als wenn sie verzweigt sind. Sie erscheinen im Herbst in der Nähe der Spitzen der diesjährigen Zweige, und anfangs Oktober oder sogar früher sieht man die ♂ Blüten in den Achseln ihrer schuppenartigen Blätter erscheinen. Die Mikrosporenmutterzellen sind im Januar oder früher (Fig. 138, 2) fertig und überwintern als solche. Bis 9 Mikrosporangien können auf jedem Sporophyll vorhanden sein, meistens sind es deren 7. Im Frühjahr, etwa Anfang März in Süd-Carolina, teilen sich die Mutterzellen (Fig. 138, 3—7). Die Chromosomen sind

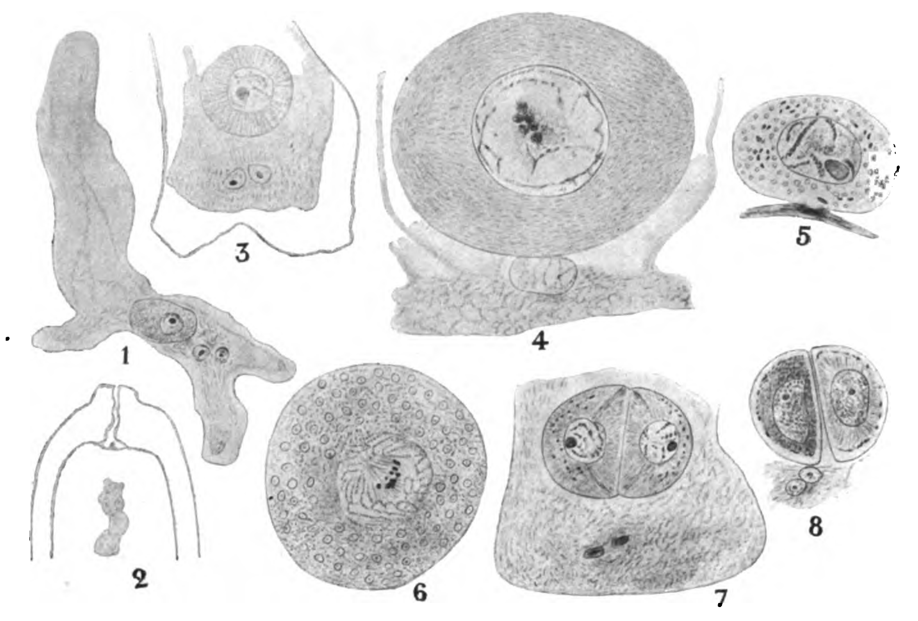


Fig. 139. Taxodium distichum, nach Coker. 1 Pollenschlauch mit der Körperzelle und Schlauch- und Stielkern. 2 Längsschnitt eines Ovulums mit Pollenkörnern auf der Spitze des Nucellus. 3 Pollenschlauchspitze, die das Prothallium erreicht hat. 4 Körperzelle kurz vor der Teilung. 5—7 Teilungsstadien der Körperzelle. 8 Die Spermazellen auseinander gehend.

kurz und dick, ihre Zahl ist 11 oder 12, wahrscheinlich 12, wie bei *Larix* und *Pinus*. Vor der folgenden Teilung treten die Tochterkerne in ein ziemlich gut charakterisiertes Ruhestadium ein (Fig. 138, 7) wie bei *Larix*.

Etwa 8 Tage nach deren Bildung teilen sich die Pollenkörner in Pollenschlauchzelle und generative Zelle (Fig. 138, 8—11). Sterile Prothalliumzellen werden nicht gebildet, wie bei den *Cupressaceae* und im Gegensatz zu den *Abietineen*, hingegen scheint nach den Figuren von Coker die generative Zelle sich quer in Stielzelle und Körperzelle zu teilen, in welcher Hinsicht sie mit denen der *Abietineen* überein- stimmen würde, leider aber ist nicht bekannt, wie diese Teilung bei den *Cupressineen* verläuft.

Die Körperzelle hat eine deutliche Hautschicht (Fig. 138, 18) und gleicht in der Form der von *Taxus* und den *Cupresseae*. Sie teilt sich (Fig. 139, 4—7) simultan

mit der Teilung in der Zentralzelle des Archegons, und die beiden gebildeten Spermazellen begeben sich etwas auseinander (Fig. 139, 8). Ein paar Zentra sind sichtbar, welche vielleicht als letzte Reste von Blepharoplasten gedeutet werden könnten, wozu sich aber COKER nicht entscheiden will.

Die Spermazellen haben eine dichte Schicht von Stärkekörnern um den Kern, eine periphere, feinkörnige Plasmaschicht, oft mit Kügelchen plasmatischen Materials, und eine Hautschicht.

Die ♀ x-Generation.

Im Oktober des der Reife des Samens vorangehenden Jahres erscheinen die ♀ Kegel von *Taxodium* als sehr unauffällige Axillarknospen auf den diesjährigen Trieben. Sie befinden sich meistens in der Nähe der Zweigspitze, und ihre Zahl ist sehr verschieden. Es wird meistens gesagt, daß die ♀ Kegel zu 2—3 an der Spitze von solchen Zweigen zusammenstehen, welche weiter nach unten Zweige der ♂ Infloreszenzen gebildet haben. Trotzdem dies in der Tat bisweilen der Fall ist, und sogar oft bei Bäumen in Baltimore, stehen die ♀ Kegel an den mehr natürlichen Standorten auf eigenen Zweigen, und zwar in viel größerer Zahl, als bisher beschrieben wurde. So viele wie 15 oder 20 reife Kegel, sind dicht zusammengepackt auf einem fertilen Zweig angetroffen worden, und wenn dies auch eine Ausnahme ist, so sind 8 oder 10 zusammen an kräftigen Bäumen recht häufig.

Die ♀ Kegel nehmen die Stelle der abfallenden Kurztriebe ein. Letztere erscheinen im ersten Jahre nicht in allen Achseln der Schuppenblätter, sondern nur in etwa einem Drittel derselben. Nächstes Jahr finden sie sich in den Achseln der im Vorjahre nicht fruchtbaren Blätter, aber in folgenden Jahren erscheinen überzählige Achselknospen, und an den langsamer wachsenden Teilen des Baumes können sie Jahr für Jahr in den Achseln desselben Schuppenblattes auftreten. Fig. 140, 1 zeigt eine Schuppe, in deren Achsel zwei Anschwellungen vorhanden waren, und die am 3. Oktober 1899 gesammelt wurde. Die Figur zeigt den Längsschnitt von einer von ihnen. Diese Anschwellungen sind die Ovula, welche am 4. Januar (Fig. 140, 2) eben anfangen, das Integument zu bilden. Das in Fig. 140, 3 abgebildete Ovulum wurde am 11. März gesammelt. Wenige Wochen vor der Befruchtung erscheint die Anlage der „Samenschuppe" (Fig. 140, 5, 6). Die Spitze der Braktee bleibt klein und wird bald überholt von der Samenschuppe, welche durch Verwachsung mit der Braktee alsbald die Höhlung, in welcher das Ovulum liegt, einschließt. Diese Samenschuppen sind nicht auf die Ovulum-tragenden Brakteen beschränkt, sondern kommen auch auf höher und niedriger gelegenen Brakteen vor, welche von den fertilen nur durch das Fehlen von Ovulis verschieden sind. Letzterer von mir gesperrte Satz scheint mir sehr wichtig, den Anschauungen derer gegenüber, welche hier der „Samenschuppe" Achsennatur absprechen wollen, weil die Ovula früher als sie erscheinen. Offenbar ist die Schuppe schon vorhanden, wenn die Ovula angelegt werden, doch wird ihre Entwickelung durch die die Nahrung an sich ziehenden Ovula dermaßen gehemmt, daß sie nicht sichtbar ist. Obige Deutung der betreffenden Organe als Samenschuppe und Braktee ist ganz auf meine Rechnung zu stellen; sie wird von COKER keineswegs geteilt. Dieser sagt vielmehr:

„This is not the place for a discussion of the homologies of the so-called placental cushion (unsere Samenschuppe) and I shall confine myself to the expression of my belief that it is a new formation for the purpose of closing the opening between the scales for the protection of the ovules, and is not derived either from fused leaves or from a second integument of the ovule.“

Unmittelbar nach der Bestäubung schließt sich die Mikropyle wie bei *Cryptomeria.*

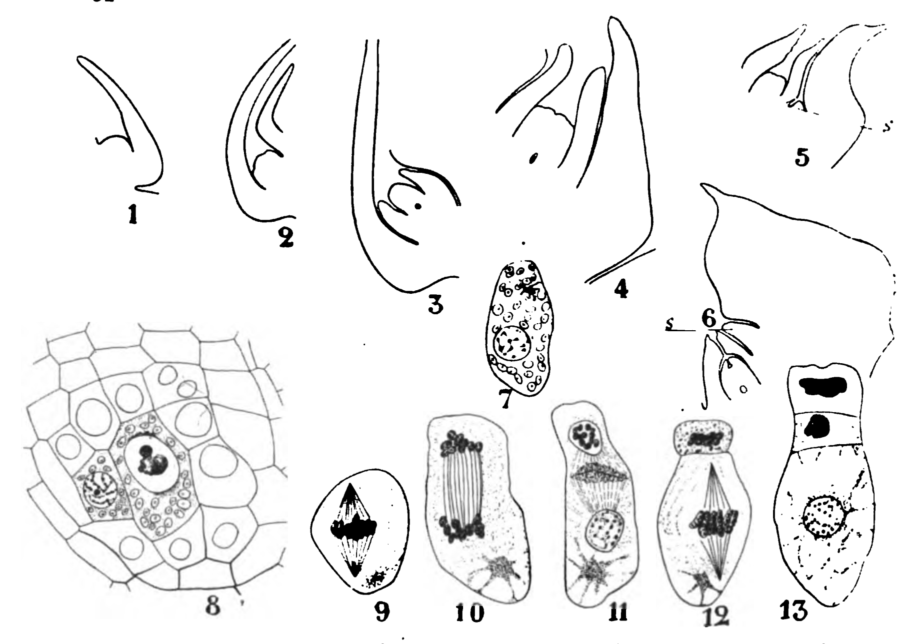


Fig. 140. Taxodium distichum, nach COKER. 1 Schuppe, in deren Achsel eine Makrosporangiumanlage. 2 Anfang der Integumentbildung. 3 Integument weiter gebildet. 4 Aelteres Stadium, fertig zum Bestäuben, die Makrosporenmutterzelle noch ungeteilt (31. März 1900). 5 Etwa 10 Tage nach der Pollinierung Erscheinung der Samenschuppe (S). 6 Etwa 3 Wochen nach der Bestäubung. 7 Makrosporenmutterzelle vor der Teilung. 8 Makrosporenmutterzelle in Synapsis. 9—11 Erste Teilung der Makrosporenmutterzelle. 12 Die Spindel der zweiten Teilung. 13 Makrospore mit einer degenerierenden Schwesterzelle und oberhalb dieser das erste (ebenfalls degenerierende) Produkt der ersten Teilung der Sporenmutterzelle, welches in der Fig. 12 oben ebenfalls sichtbar ist.

Die Makrospore.

Die Makrosporenmutterzelle kann bis kurz vor der Bestäubung nicht von den benachbarten Zellen unterschieden werden. Zur Zeit der Bestäubung ist dies möglich, sie ist mit Stärke gefüllt (Fig. 140, 7), wie auch eine sie umgebende persistierende Zellenmasse, welche COKER als Tapetum deutet. Zwei Teilungen finden statt (Fig. 140, 9—12), aber es werden aus der Sporenmutterzelle nur 3 Zellen gebildet (Fig. 140, 13), indem die obere der beiden zuerst gebildeten sich nicht weiter teilt. Die untere der beiden potentiellen Makrosporen, das Resultat der zweiten Teilung in der unteren Zelle, entwickelt ein Prothallium, die beiden anderen desorganisieren.

Bei der Weiterentwickelung der keimenden Makrospore wachsen und teilen sich die dieselbe umgebenden Tapetumzellen und geben Nahrung

an das sich entwickelnde Prothallium ab. Wie lang dieses Tapetum persistiert, ist nicht sicher, aber wahrscheinlich so lange, bis das Prothallium reif ist. Die Prothalliumbildung findet nach dem gewöhnlichen *Sokolowa*-Typus statt (Fig. 62, S. 114).

Nachdem eine große Anzahl Querwände in den Alveolen gebildet ist (Fig. 141, 2, 3), teilt sich der Kern in ihnen, wodurch multinukleäre Zellen entstehen (Fig. 141, 4, 5). Jäger hat nachträgliche Fusion solcher Kerne im Prothallium von *Taxus* beschrieben, dies scheint bei *Taxodium* nicht vorzukommen.

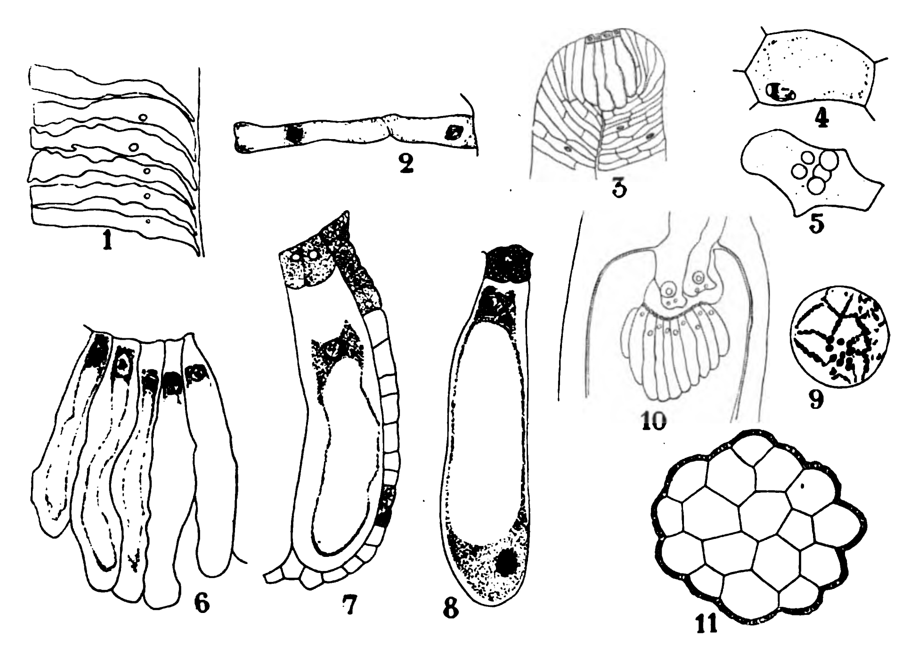


Fig. 141. Taxodium distichum, nach Coker. 1 Alveolen nach deren Schließung am inneren Ende. 2 Die Alveole in zwei Zellen geteilt. 3 Spitze eines jungen Prothalliums mit einer Gruppe von Archegoninitialen. 4—5 Multinukleär werdende Prothalliumzellen; in 5 fünf Kerne. 6 Halszellbildung der Archegonien. 7 Aelteres Archegon, die Halszelle geteilt. 8 Noch älteres Archegon, kinoplasmatische Massen (oben und unten) erscheinend. 9 Kern der Zentralzelle eines Archegons im Stadium der Fig. 8. 10 Archegongruppe mit zwei Pollenschläuchen. 11 Querschnitt einer Archegongruppe mit 17 Archegonien.

Die Archegone liegen, wie bei den *Cupressineen,* in einer Gruppe an der Basis einer seichten Grube an der Spitze des Prothalliums (Fig. 141, 10). Unter vielen Hunderten geschnittener Prothallien wurden nur 3 gefunden mit mehreren kleinen Archegongruppen, welche durch einige wenige Schichten von Prothalliumzellen voneinander getrennt waren, sie lagen aber auch dann an der Spitze des Prothalliums.

Die Zahl der Halszellen variiert von 2—16, in seltenen Fällen sind es sogar noch mehr. Die Zentralzelle (Fig. 141, 3, 7, 8) ist sehr lang und zeigt zwei auffallende Kinoplasmamassen, eine am oberen Ende in der Nähe des Kernes, und die andere am unteren Ende unterhalb der großen zentralen Vakuole (Fig. 141, 8). Ein Bauchkanalkern wird unmittelbar vor der Befruchtung abgeschnitten, jedoch nicht vom Cytoplasma des Eies getrennt, und bewegt sich nach der Befruchtung nach

dem Zentrum des Eies und teilt sich amitotisch (Fig. 142, 10). Wahrscheinlich hilft er bei der Ernährung des Embryos.

Befruchtung

findet schon etwa Mitte Juni statt. Indem beide Spermazellen funktionieren können, befruchtet ein Pollenschlauch meistens zwei Archegone. Es kann aber auch vorkommen, daß zwei oder sogar mehr als zwei Spermazellen in ein Archegon eintreten, in welchem Falle jedoch nur eine mit dem Eiplasma verschmilzt. Die Spermazelle dringt mit ihrer

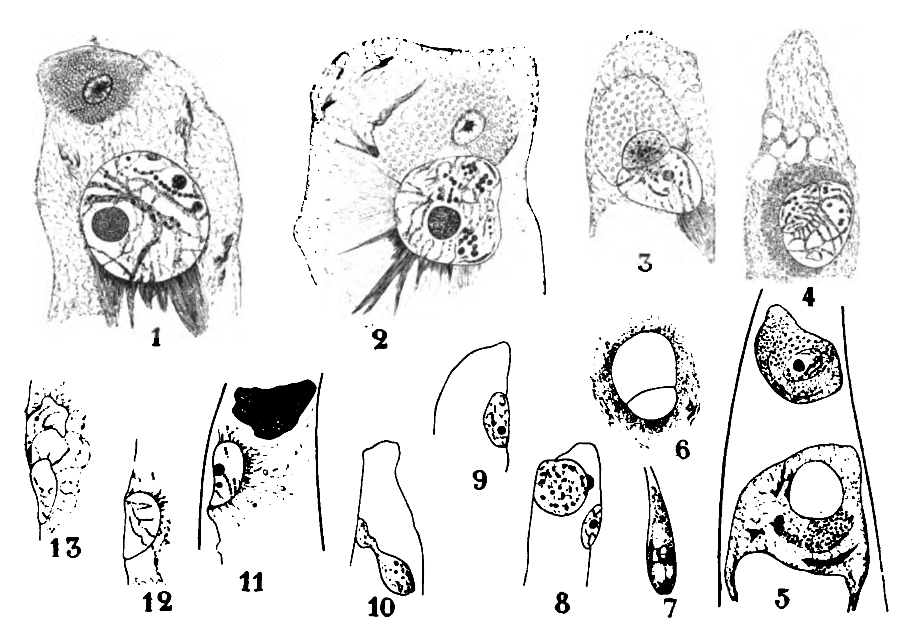


Fig. 142. Taxodium distichum, nach COKER. 1 Spermazelle, eben in die Spitze des Eies eintretend, ihr Kern kaum in der Stärkemenge sichtbar. 2 Die Spermazelle in Kontakt mit dem Eikern. 3 Spermakern und Eikern in Kontakt. 4 Späteres Fusionsstadium. 5 Eine zweite Spermazelle in der Spitze des Archegons. 6 Späteres Fusionsstadium von Ei- und Spermakern, ganz von Stärke umgeben. 7 Fusionskern, sich nach der Basis des Archegons, in welcher die zentrale Vakuole zerstückelt ist, begebend. 8 Ei- und Bauchkanalkern in der Spitze eines noch nicht befruchteten Archegons. 9 Der Bauchkanalkern in der Spitze eines befruchteten Archegons, das an seiner Basis schon einen zweizelligen Embryo enthält. 10 Bauchkanalkern in einem ähnlichen Archegon; er ist in das Protoplasma hineingewachsen und fängt an, sich amitotisch zu teilen. 11—13 Weitere Stadien im Wachstum des Bauchkanalkernes in befruchteten Archegonien; das in Fig. 11 abgebildete Archegon enthält noch eine überzählige Spermazelle.

Stärke, mit ihrem Cytoplasma und Kern in das Cytoplasma der Eispitze ein und umgibt den Eikern, sobald sie diesen erreicht hat (Fig. 142, 3, 4).

Ihre Stärke wird dabei gleichmäßig um den Zygotekern herum verteilt (Fig. 142, 6), begibt sich mit diesem nach der Basis des Archegons (Fig. 142, 4, 5) und wird eingeschlossen im Cytoplasma, das sich zum Proembryo entwickelt (Fig. 142, 5).

Der größere Teil des Eiplasmas nimmt keinen unmittelbaren Anteil an der Embryobildung, sondern wird vom heranwachsenden Embryo verzehrt.

Daß die Stärke der Spermazelle in die Zygote eintritt, ist gewiß sehr interessant. Mit Recht sagt COKER[1]: „In seinem bekannten Werke über Chromatophoren, Leukoplasten etc. hat A. F. W. SCHIMPER das Vorhandensein von Plastiden in den Eizellen der Pflanzen nachgewiesen. Nimmt man das Vorhandensein von Stärke als einen Hinweis auf das Vorhandensein von Leukoplasten an, so finden wir, daß die meisten Plastiden des Proembryos von *Taxodium* von der **männlichen Zelle** herstammen.

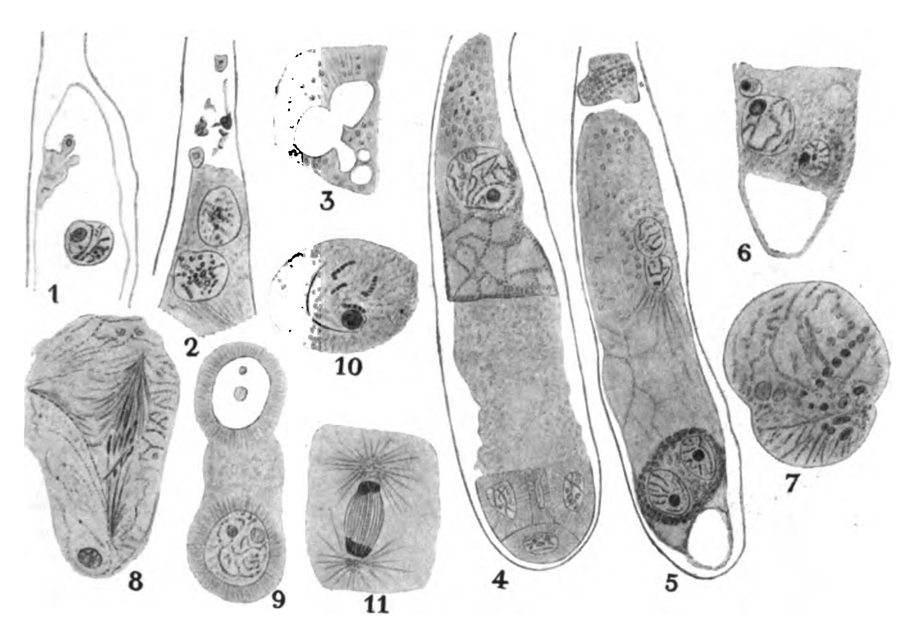


Fig. 143. Taxodium distichum, nach COKER. 1 Bauchkanalkerne (links oben) in einem unbefruchteten Archegon. 2 Idem, unten der Eikern, darüber der Bauchkanalkern und seine Derivate. 3 Amitotische Teilung des Bauchkanalkernes. 4 Archegon mit 8-zelligem Embryo an der Basis und Bauchkanalkern an der Spitze. 5 Archegon mit 2-zelligem Embryo an der Basis, Bauchkanalkern in Teilung (in der Mitte) und zweiter Spermazelle (ganz oben). 6 Rechts der Embryo (kenntlich an der Stärke), daneben die beiden Teilprodukte des Bauchkanalkernes. 7 Spätes Stadium in der Verschmelzung von Ei- und Spermakern. 8 Erste Teilung des Zygotenkernes. 9 Die zwei resultierenden Tochterkerne. 10 Vorbereitung zur zweiten Teilung. 11 Die Spindel der zweiten Teilung.

Embryobildung.

Die erste Teilung findet statt, nachdem der Zygotekern die Basis des Archegons erreicht hat (Fig. 143, 5). Acht freie Kerne werden gebildet, welche sich in zwei Etagen ordnen, von denen die obere meistens sechs, die untere deren zwei erhält (Fig. 143, 4). Dann werden Zellwände gebildet, und der Embryo wird in der üblichen Weise weiter aufgebaut.

Zu den *Taxodineen* möchte ich nun auch noch *Sciadopitys* rechnen, und zwar als eine Form, welche direkt den Uebergang zu den *Abietineen* bildet. Zu diesem Schlusse war ich gekommen, weil ARNOLDI angibt, daß die Archegone noch in einem Komplex stehen, gelegentlich aber

1) Möglichst wortgetreue Uebersetzung des Englischen.

schon getrennt sind, weil, wie bei *Taxodium*, noch viele Ovula in der Achsel der Samenschuppe stehen und der Kegel unverkennbare Aehnlichkeit mit dem von *Taxodium* zeigt, die Kurztriebe aber recht *Pinus*-artig sind. Die soeben erschienenen und erst während des Druckes hinzugefügten Resultate einer eingehenden Untersuchung der x-Generation durch LAWSON scheinen mir diesen Schluß zu bestätigen, indem der Pollen sich wie bei den *Cupressineen* und *Taxodineen* entwickelt, die Archegone aber mehr *Abietineen*-artig angeordnet sind.

Die Gattung

Sciadopitys

läßt sich in folgender Weise charakterisieren. Männliche Blüten kopfig gehäuft (Fig. 144, 2), am Grunde diesjähriger, erst nach der Blütezeit

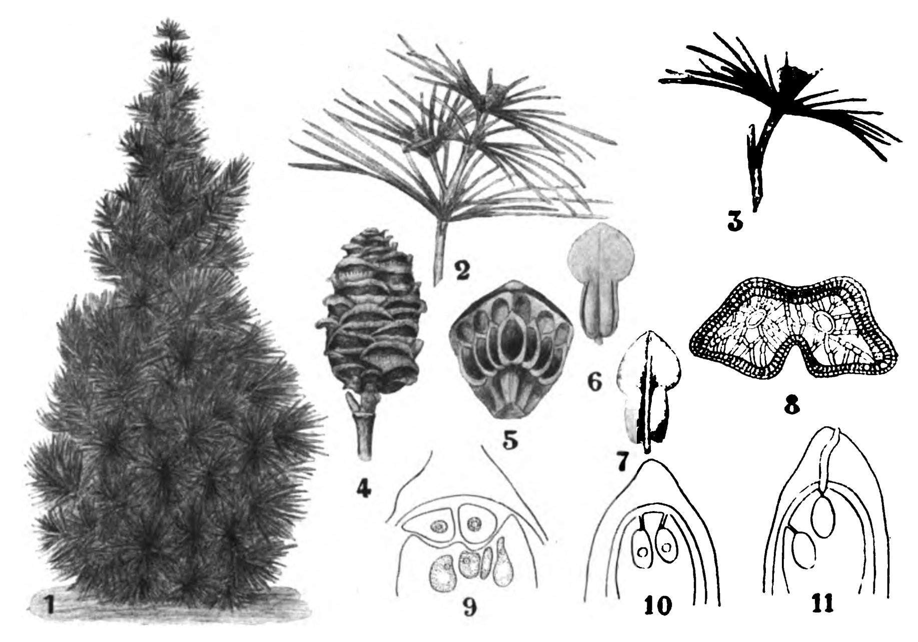


Fig. 144. **Sciadopitys verticillata.** 1 Habitus eines jungen Baumes zu Wilhelmshöhe bei Kassel, nach BEISSNER. 2 Zweig mit weiblichen, 3 mit männlichen Blüten, nach BEISSNER. 4 Kegel nach SIEBOLD und ZUCCARINI. 5 Fruchtschuppe mit Samen, nach BEISSNER. 6, 7 Mikrosporophylle nach BEISSNER, 6 von hinten, 7 von vorne. 8 Querschnitt durch die Doppelnadel, nach EICHLER. 9 Prothallium mit Archegonien, welche nicht fest aneinander liegen, von **Taxodium distichum**, nach ARNOLDI. Oberhalb der Archegonien zwei Pollenschläuche, jeder mit einer generativen Zelle. 10 Längsschnitt des oberen Teiles des Nucellus und Endosperms von **Sciadopitys**, nach ARNOLDI. Die Archegone liegen vereinzelt. 11 **Sciadopitys** nach ARNOLDI: ein Archegon in seitlicher Lage.

auswachsender Sprosse. Weibliche Blüten meist einzeln. Mikrosporophylle mit dreieckig-herzförmiger Endschuppe und zwei, dem dünnen Stiele angewachsenen, mittels auswärts gerichteter Längsspalten sich öffnender Pollensäckchen. Zapfenschuppen dick, dachig, mit wulstförmiger, gekerbter, die Braktee überragender, aber mit dieser fest verwachsener Samenschuppe (Fig. 144, 4). Samen etwa 7, umgewendet, links und rechts mit schmalem Randsaum, in einer Querzeile auf der Mitte der Samenschuppe (Fig. 144, 5).

Die einzige zu dieser Gattung gehörige Art,

Sciadopitys verticillata S. et Z.,

wächst im südlichen Japan von 31—36° n. B. in Bergwaldungen in einer Höhe von 400—1000 m gemeinsam mit *Cryptomeria, Chamaecyparis, Thuyopsis, Podocarpus* und *Torreya.* Der Baum erreicht 30 bis 50 m Höhe, hat eine ausgebreitete Krone und zweierlei Sprosse,

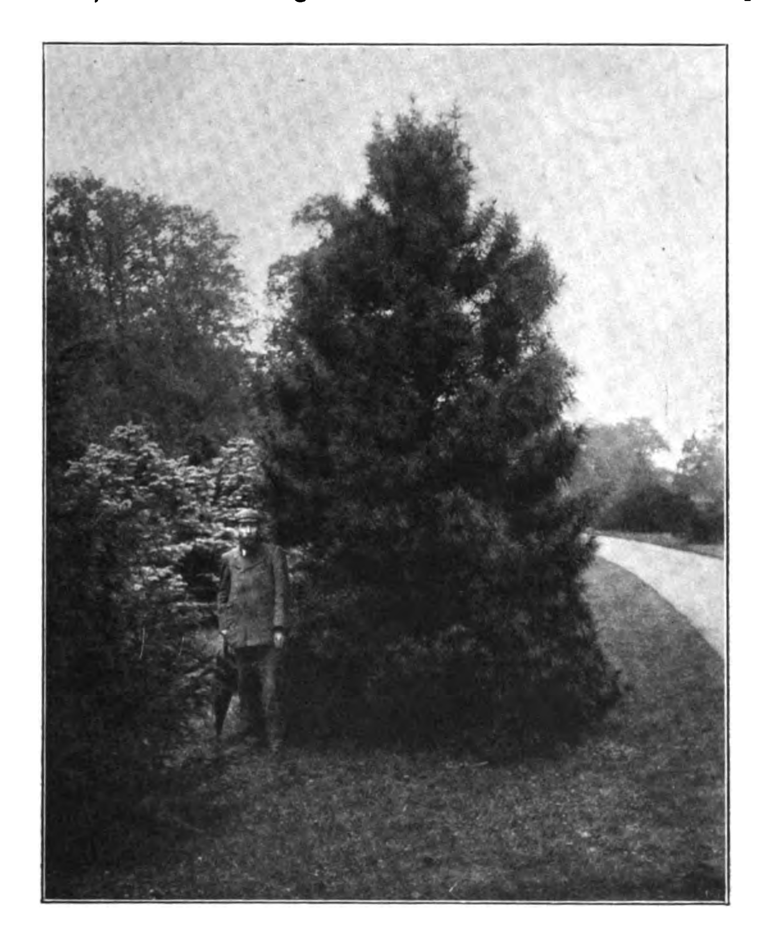


Fig. 145. Sciadopitys verticillata. Originalaufnahme des größten Exemplares im Garten zu Kew. Auf dem Vordergrund der jetzt verstorbene englische Botaniker G. Brebner.

Langtriebe, die nur mit kleinen Schuppenblättern besetzt sind, und Kurztriebe, welche in den Achseln der Schuppenblätter gegen den Gipfel der Langtriebe schirmförmig gehäuft entspringen (Fig. 144, 2) und nur aus je einer „Doppelnadel“ bestehen.

Der Kurztrieb von *Sciadopitys* ist also einem zweinadeligen Kurztrieb von *Pinus* vergleichbar, mit dem Unterschiede jedoch, daß bei *Pinus* die beiden Nadeln frei, bei *Sciadopitys* mit ihren Hinterrändern verwachsen sind.

Die in der Mitte gefurchte, dunkelgrüne, glänzende Oberseite der Doppelnadel (Fig. 144, 8) entspricht demnach den Unterseiten der verwachsenen Nadelblätter, die mattere und noch tiefer gefurchte Unterseite den kombinierten Oberseiten.

Durchwachsene Zapfen, bei denen an Stelle der Samenschuppen je eine Doppelnadel steht, sind nicht selten und veranschaulichen die Infloreszenznatur des Kegels. Die Samenschuppen sind offenbar umgebildete Kurztriebe.

Von der x-Generation war bis vor kurzem nur recht wenig bekannt, ARNOLDI wies nach, daß die Archegonien in einem Komplex, gelegentlich jedoch schon getrennt vorkommen, und THOMSON beschrieb die Membran der Makrospore. Die erste eingehende Beschreibung der x-Generation gab LAWSON in den Ann. of Botany für April 1910; ihm ist folgendes entnommen.

Fig. 146. Sciadopitys verticillata. 1 Querschnitt einer Mikrospore, einige Zeit vor der Bestäubung. 2—4 Die erste Teilung. 5 Mikrospore, einige Zeit nach der Bestäubung auf der Nucellusspitze, die Exine ganz abgeworfen und die Spore vergrößert und verlängert. Generative und Schlauchzelle fertig. 6 Längsschnitt eines Ovulums, 3 oder 4 Wochen nach der Pollinierung, Mikropyle noch nicht geschlossen. 7 Längsschnitt durch die Nucellusspitze, das Pollenpolster mit eingedrungenen Pollenschläuchen zeigend. 8 Pollenschlauch nach der Teilung der generativen Zelle in Körper- und Stielzelle.

Die männliche x-Generation.

Die Mikrosporen reiften in Kew Gardens, wo LAWSON sein Material sammelte, früh im April, ihr Ausstreuen fand 2 bis 3 Wochen später statt. Das Exospor ist sehr dick, die Intine dünn. Die Mikrosporen sind nicht ganz sphärisch, sondern etwas abgeflacht oder eiförmig. An einem Ende der Längsachse ist die Exine dünn (Fig. 146, 2, 3, 4).

Noch innerhalb des Mikrosporangiums teilt sich die Mikrospore quer zur Längsachse in eine generative Zelle und in eine Schlauchzelle. Sterile Prothalliumzellen werden ebensowenig wie bei *Cupressineen* und *Taxodium* gebildet. Zur Zeit der Bestäubung sieht der Pollen also wie Fig. 146, 4 aus, die Schlauchzelle liegt der dünnen Stelle der Exine gegenüber.

Das Ovulum.

Zur Zeit der Bestäubung ist das Integument nur wenig über die Nucellusspitze erhoben, so daß eine weite, aber untiefe Mikropyle gebildet wird. Dagegen wird der Nucellus zu einem pollenfangenden Apparat umgebildet, indem sein oberer Teil sich zu einem lockern, aus großen, dünnwandigen Zellen bestehenden Gewebe umbildet, das LAWSON als Pollenpolster bezeichnet (Fig. 146, 7). Es scheidet an seiner Oberfläche eine transparente flüssige Substanz aus, welche eine höhere Lichtbrechung und größere Dichtigkeit als Wasser hat. Dieses Pollenpolster ist früh im April zum Empfang der Mikrosporen bereit. In die weite Mikropyle wird der Pollen durch den Wind hineingeblasen und Mitte April von einem Korn bis zu sehr vielen darin angetroffen. Fig. 146, 6 zeigt einige wenige davon.

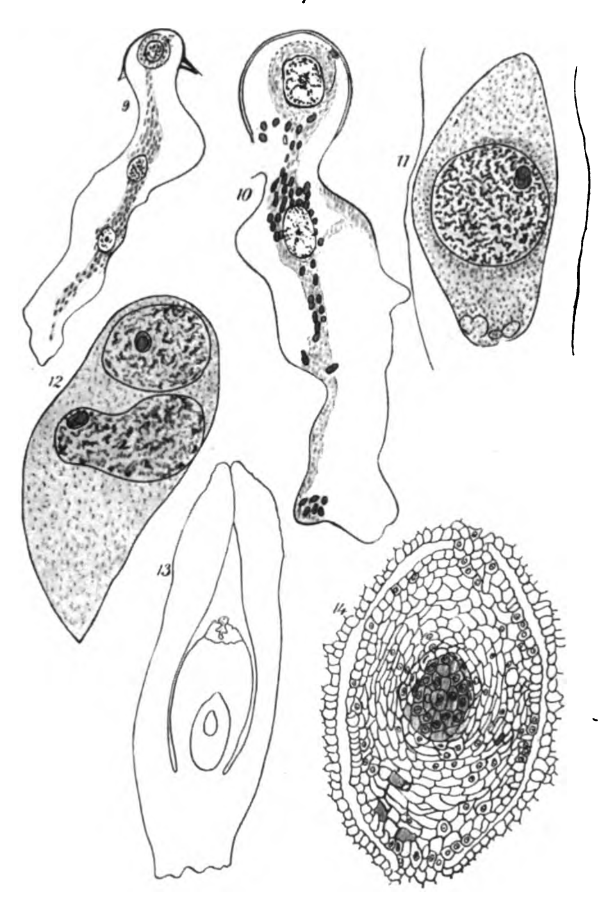


Fig. 147. Sciadopitys verticillata, nach LAWSON. 9, 10 Weitere Keimungsstadien des Pollenschlauches, man beachte die reichliche Stärkemenge. 11 Die reife Körperzelle. 12 Die Spermakerne, aus dem Kern der Körperzelle hervorgegangen. 13 Längsschnitt eines Ovulums mit Makrospore, Tapetum und Pollen, welches nur noch in das Pollenpolster eingedrungen ist. 14 Querschnitt durch den Nucellus, die funktionierende Makrospore im Tapetum eingebettet zeigend.

Weitere Keimung der Mikrospore.

Sobald die Mikrospore auf dem Pollenpolster angelangt ist, vergrößert sie sich sehr schnell und wirft die Exine ab (Fig. 146, 5). Inzwischen wächst das Integument aufwärts und schließt die Mikropyle in etwa 3 Wochen. Dann sind die Pollenschläuche tief in das Pollenpolster hineingewachsen. Bis Mitte Juni geschieht aber weiter nichts in dem Pollen. Dann teilt sich die generative Zelle in die Körperzelle und in einen nackten Stielkern (Fig. 146, 8). Körperzelle und Stielkern bleiben zunächst in der Mikrospore, während der Schlauchkern in den Pollenschlauch eintritt, etwa Anfang Juli vom Stielkern gefolgt, während die Körperzelle liegen bleibt. In diesem Zustande bleibt die gekeimte Mikrospore bis zum nächsten Frühjahr, sie dringt nicht

weiter als bis in das Pollenpolster in den Nucellus vor. In dieser Hinsicht erinnert sie stark an *Pinus*.

Anfangs Juni des nächsten Jahres, also etwa 14 Monate nach der Bestäubung, steigt die Körperzelle in den Pollenschlauch hinab, deren Spitze während dieser Bewegung die Archegonialkammern erreicht hat (Fig. 147, 9, 10). Die Körperzelle verlängert sich bedeutend (Fig. 147, 11) und teilt sich nicht in zwei Spermazellen, wie bei *Cupressineen* und *Taxodium*, sondern ihr Kern in zwei nackte Spermakerne wie bei *Pinus* (Fig. 147, 12). Beide Spermakerne treten in das Archegon ein.

Die männliche x-Generation mit ihren fehlenden sterilen Prothalliumzellen, ihrer Ruheperiode und ihren nackten Spermakernen hält also genau die Mitte zwischen den *Cupressineae-Taxodieae* einerseits und den *Abietineen* andererseits [1]).

Fig. 148. Sciadopitys verticillata, nach LAWSON. 15 Längsschnitt eines Ovulums mit großer Megaspore-Mutterzelle von Tapetum umgeben. 16 Längsschnitt, um die relative Größe der Makrosporenmutterzelle zu zeigen. 17—23 Der Kern der Makrosporenmutterzelle bereitet sich auf der Reduktionsteilung vor.

Die weibliche x-Generation.

Die Samenschuppe trägt 5—15 oder mehr Ovula. Sie stehen in 2 oder 3 Reihen und entwickeln sich in etwa 4 Wochen bis zum Stadium des Pollenpolsters. Erst nach der Bestäubung entwickelt sich das sporogene Gewebe (in Fig. 146, 6 noch gar nicht vorhanden). Das sporogene Gewebe läßt sich wahrscheinlich auf eine einzige Archesporzelle zurückführen, die Ende Mai tief im Nucellus sich bildet. Bald entsteht aus ihr ein vielzelliges Archespor. Nur eine zentral gelegene Zelle dieses Archespors funktioniert als Makrosporenmutterzelle, während der Rest als ernährendes Tapetum dient (Fig. 148, 15), dieses Tapetum bleibt etwa ein Jahr bestehen und wird dann zur Zeit der Bildung des Prothalliums absorbiert. Im Kern der Makrosporenmutterzelle bleiben die Chromosomen getrennt, ohne zusammen einen Faden zu bilden. Sie fusionieren in Paaren für die Reduktionsteilung. Die Zahl der Chromo-

1) Für diesen Schluß ist nicht LAWSON, sondern bin ich verantwortlich.

somen in der 2x-Generation beträgt 16, in der x-Generation 8. Die erste Teilung ist die Reduktionsteilung, eine Zellplatte zwischen den Tochterkernen wird nicht gebildet, also genau so wie in der Mikrosporenmutterzelle.

Sobald die Tochterkerne der heterotypischen Teilung gebildet sind, wird die zweite Teilung, welche simultan geschieht, eingeleitet. Es liegen dann (Fig. 149, 31), da keine Zellwandbildung zwischen den Tochterkernen stattfand, zwei Kernspindeln in der Sporenmutterzelle. Von den vier resultierenden Tochterkernen werden bald die distalen (Fig. 149, 32, 33, 34) mittels einer Querwand abgetrennt, während zwischen den zwei zentralen keine Querwand gebildet wird. Die aus der Makrosporenmutterzelle hervorgegangene Tetrade besteht demnach aus zwei einkernigen und einer zweikernigen Zelle. Die basale Zelle der Reihe ist stärkereich, indem auf dem Stadium der Fig. 149, 30 sich die Stärke der Makrosporenmutterzelle auf deren Boden angesammelt hat, und diese basale Zelle ist es, welche die funktionierende Makrospore darstellt, die anderen, sowohl die zweikernige wie die einkernige Zelle, degenerieren. Die funktionierende Makrospore vergrößert sich und ebenso die Zahl der Tapetenzellen. Etwa Mitte Juli liegt dann die große Makrospore in der Mitte des ebenfalls großen Tapetums, und der Pollenschlauch ist noch nicht weiter als bis zum Pollenpolster vorgedrungen (Fig. 147, 13).

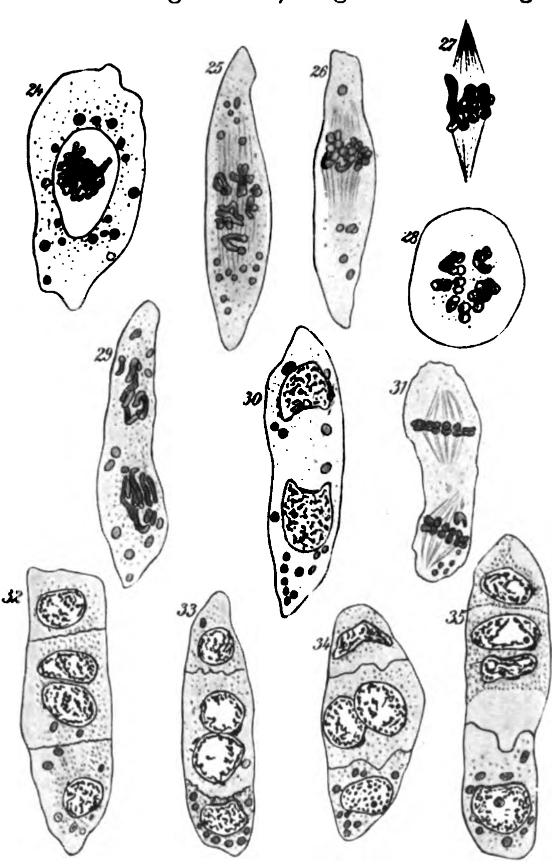


Fig. 149. **Sciadopitys verticillata**, nach LAWSON. 24—29 Reduktionsteilung der Makrosporenmutterzelle. 30 Die Tochterkerne, aus dieser Teilung hervorgegangen, Wandbildung findet zwischen ihnen nicht statt. 31 Die zweite Teilung der Sporenmutterzelle; bei dieser Teilung bilden die Kernspindeln wohl Querwände, so daß 2 einkernige und eine zweikernige Zelle entstehen (Fig. 32, 33). 34, 35 Vergrößerung der stärkehaltigen Basalzelle, welche zur funktionierenden Makrospore wird.

So bleibt die Sache (wie bei *Cephalotoxus*, *Torreya*, *Pinus* etc.) bis zum nächsten Jahre; erst Anfang März fängt die Keimung der Makrospore mit der Teilung ihres Kernes an, und das Prothallium wird nach dem gewöhnlichen SOKOLOWA-Typus rasch gebildet. Inzwischen wird eine dicke Makrosporenmembran, nicht ganz so dick wie bei *Pinus*, aber von derselben Struktur, gebildet.

Die Archegonien.

Die Archegonien bilden sich aus an der Oberfläche liegenden Initialen Anfang April an der Spitze des Prothalliums, bevor das permanente Prothalliumgewebe ganz organisiert ist.

Die Archegonien liegen, 4—6 an der Zahl, in einer einzigen Gruppe an der Spitze des Prothalliums, sind aber voneinander durch sterile Prothalliumzellen getrennt (Fig. 150, 44), wie bei *Pinus* und anderen *Abietineen.* Jedes Archegon hat seine eigene einzellige Schicht von Mantelzellen (Fig. 150, 43). Das Protoplasma der Zentralzelle wird zunächst schaumig wie bei den *Abietineen*, bildet aber später eine große zentrale Vakuole, was zwar bei *Taxodium*, aber nicht bei den *Abietineen* der Fall ist. Ueber jedem Archegon wird durch Wachstum des Prothalliums eine Archegonkammer gebildet, viel tiefer als bei *Pinus*, aber eine für jedes Archegon wie dort, nicht eine gemeinsame für den ganzen Komplex wie bei den *Cupressineen.* Eine einzige Schicht von Halszellen wird gebildet, es entsteht ein Bauchkanalkern (Fig. 151, 45—47), aber keine Bauchkanalzelle, also wie bei den *Cupressineen* und *Taxodium*, während bei den *Abietineen* eine Bauchkanalzelle gebildet wird.

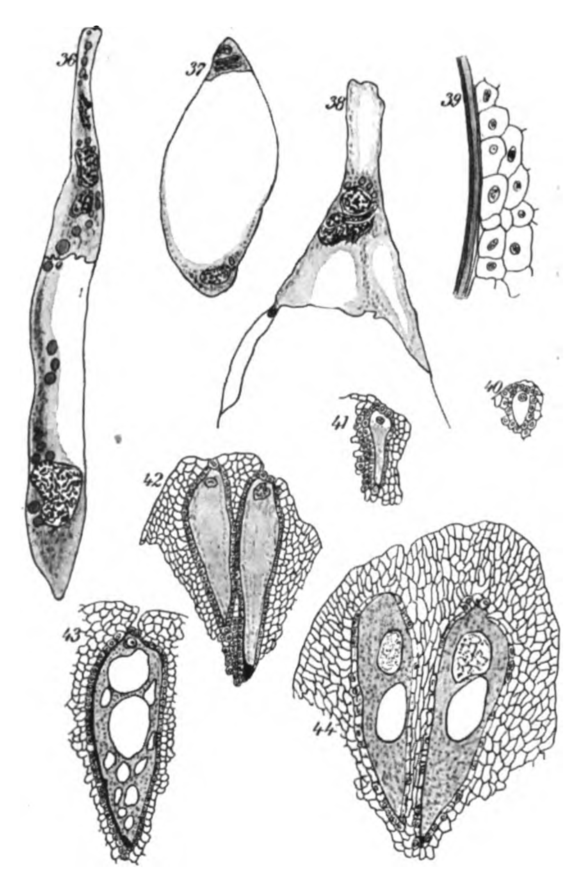


Fig. 150. **Sciadopitys verticillata**, nach Lawson. 36 Die Basalzelle der Längsreihe von Makrosporen hat sich stark vergrößert. 37 Die funktionierende Makrospore, an deren Spitze die 3 Kerne der degenerierenden Schwesterzellen. 38 Eine stärker vergrößerte Ansicht der abortierenden Makrosporen. 39 Teil der Makrosporenmembran. 40—43 Archegonentwickelung. 44 Zwei reife Archegonien fertig zur Befruchtung, jede mit großer Vakuole hinter dem Kern.

Die ♀ x-Generation hält also nach dem Gesagten ebenfalls etwa die Mitte zwischen *Taxodium* und den *Abietineen*, neigt aber schon bedeutend nach letzteren hin durch die gesonderten Archegonien mit speziellen Archegonkammern.

Die Befruchtung.

Wie bei den *Abietineen*, kann jeder Pollenschlauch nur ein Archegon befruchten. Der Pollenschlauch dringt zwischen die Halszellen ein

(Fig. 151, 48) und läßt seine 2 nackten Spermazellen und den übrigen Inhalt in das Archegon übertreten (Fig. 151, 49).

Inzwischen werden die inneren Wände der Mantelzellen, d. h. die, welche der Eizelle zugewendet sind, wie ARNOLDI schon bemerkte, durch dicke, unregelmäßig verzweigte, netzförmige Verdickungsleisten, welche aus Chitin zu bestehen scheinen, verstärkt (Fig. 151, 51). Nur einer der beiden eingetretenen Spermakerne, wahrscheinlich der größere, kopuliert mit dem Eikern.

Fig. 151. Sciadopitys verticillata, nach LAWSON. 45—47 Teilung des Kernes der Zentralzelle zur Bildung des Bauchkanalkernes. 48 Pollenschlauch durch Nucellus und Archegonialkammer zwischen die Halszellen eindringend. 49 Archegon mit (oben) den beiden Spermakernen. 50 Teilung des Zygotenkernes. 51 Oberansicht der chitinartigen netzartigen Verdickungen an den Innenwänden der Mantelzellen des Archegons während der Befruchtung. 52—54 Embryobildung.

Der Embryo.

Der Zygotekern teilt sich sofort zweimal, so daß im Proembryo 4 freie Kerne entstehen, welche nun auf die Basis des Archegons heruntersinken (Fig. 151, 52).

Dort teilen sie sich noch einmal (Fig. 151, 53), so daß 8 freie Kerne vorhanden sind. Dann werden Zellwände gebildet, und es entstehen die gewöhnlichen drei Etagen von Zellen und eine Etage freier Kerne. Die mittlere Zellenetage entwickelt sich zu Suspensoren, welche die Endetage in das Prothallium hineindrücken. Aber noch bevor sich die Suspensoren verlängern, teilen sich die Zellen der Endetage wiederholt, so daß 3 oder 4 zu einer Spitze zulaufende Reihen entstehen (Fig. 151, 54).

Nach LAWSON ist „the embryo of Sciadopitys rather unique; it does not bear a close resemblance to either the *Abietineae, Cupressineae,* or *Taxaceae*".

So sind wir denn bei der letzten Gruppe der *Coniferen* angelangt, bei der der *Abietineen* im engeren Sinne, d. h. bei der Gruppe, welche ENGLER und PRANTL S. 69 mit dem Namen *Pinoideae-Abietineae-Abietinae* bezeichnen.

Achte Vorlesung.

Die Abietineae.

Die Gruppe der

Abietineae s. s.

charakterisiert sich in folgender Weise.

Blüten einhäusig. Mikrosporophylle mit 2, unter sich und mit dem Sporophyll verbundenen Pollensäckchen, die mit nach außen gerichteten Längs-, Schräg- oder Querspalten aufspringen; Pollenzellen fast durchgehends mit 2 Flugblasen. Deutliche Samenschuppen und Brakteen vorhanden, letztere bei der Reife bald verkümmernd, bald mit der Samenschuppe auswachsend. Samen zwei auf der Innenseite der Samenschuppe, umgewendet, meist mit 1 Flügel, der durch Ablösen einer Gewebelamelle von der Innenseite der Samenschuppe gebildet wird. Die hierhergehörigen Genera lassen sich in folgender Weise unterscheiden:

A. Nur Langtriebe.
- a) Blätter an der Basis polsterförmig angeschwollen . . *Piceae*
- b) Blätter an der Basis nicht polsterförmig angeschwollen . . . . *Sapineae*

B. Lang- und Kurztriebe.
- a) Blätter gebüschelt, zahlreich in jedem Büschel . . *Lariceae*
- b) Blätter gebüschelt, höchstens 5 in jedem Büschel . *Pineae*

Die verschiedenen Genera lassen sich innerhalb der Gruppen in folgender Weise erkennen:

I. Piceae.

- a) In den Blättern 2 laterale Harzkanäle oder solche ganz fehlend, Blätter sitzend . . . . *Picea*
- b) In den Blättern ein zentraler Harzkanal, Blätter gestielt . . . . *Tsuga*

II. Sapineae.

- a) männliche Blüten doldig . . . . *Keteleeria*
- b) männliche Blüten einzeln oder racemös
  - α) Fruchtschuppen bleibend . . . . *Pseudotsuga*
  - β) Fruchtschuppen abfallend . . . . *Abies*

III. Lariceae.

a) Blätter bleibend, Pflanze immergrün . . . . . . *Cedrus*
b) Blätter alljährlich abfallend, Pflanze sommergrün
  α) männliche Blüten einzeln . . . . *Larix*
  β) männliche Blüten doldig . . . . *Pseudolarix*

IV. Pineae.

Einziges Genus . . . . *Pinus*

Fangen wir mit den

Piceae

an und zwar mit dem Genus

Picea.

Die Gattung umfaßt in der hier gemeinten Umgrenzung Bäume mit eckigen oder flachen Blättern, welche aus wohlentwickelten Pulvinis entspringen, infolgedessen stehen die Blattnarben auf mehr oder weniger vorspringenden, höckerförmig abstehenden, herablaufenden und gefurchten Blattkissen. Es sind die Fichten der Deutschen, die Spruce-firs der Engländer. Die kurzgestielten männlichen Blüten sind axillär oder terminal, ihre Stiele dicht umgeben von schuppenförmigen, dachziegeligen Brakteen. Die Blüten sind einhäusig, die Pflanze somit hermaphrodit. Die Spitze des Mikrosporophylls ist verlängert zu einem rundlichen gezähnten Kamme, es sind zwei Pollenfächer vorhanden, welche der Länge nach aufspringen.

Die gestielten weiblichen Blüten sind endständig, von wenigen tauben, dachziegeligen Schuppen dicht umgeben, eirund oder länglich. Die Zapfen sind hängend oder seitlich abstehend, die Samenschuppen sind bleibend, immer länger als die Brakteen, der Same ohne Harzbläschen, unter jeder Schuppe zwei, abwärts gerichtet; Kotyledonen 5—15.

Das Genus läßt sich in zwei Sektionen zerlegen nach der Natur der Blätter, welche bei den echten Fichten der Sektion *Genuinae* von Link oder *Eupicea* von Willkomm vierkantig sind mit gleichartigem Parenchym, während sie in der Sektion *Dehiscentes* von Link (ungefähr gleich der Sektion *Omorico* von Willkomm) flacher sind und Palisadenzellen und Stomata an der Blattoberseite tragen.

Die geographische Verbreitung der Fichten ist fast dieselbe wie die von *Pinus*, d. h. sie kommen auf der nördlichen Halbkugel beider Kontinente auf den Bergen, in den Tälern und in der Nähe der Küste vor. Während aber *Pinus* an verschiedenen Stellen in die Tropen vordringt, ist bis jetzt keine *Picea* in den Tropen gefunden worden, sogar nicht auf den Bergen.

Es sind etwa 28 Arten bekannt.

Zu der Sektion ***Eupicea*** gehören: *Picea excelsa* Link aus Nord-Mitteleuropa, Varietäten derselben aber auch in Asien; *Picea Mastersii* Mayr aus China; *Picea Schrenkiana* Fisch et May aus Mittelasien; *Picea Morinda* Lk. aus dem Himalaya, *Picea Alcockiana* Carr. aus Japan; *Picea Wilsoni* Mast. aus China; *Picea montigena* aus China; *Picea Neoveitchii* Mast. aus China; *Picea brachytila* Mast. aus China; *Picea likiagensis* Mast. aus China; *Picea polita* Carr. aus Japan; *Picea orientalis* Lk. et Carr. aus dem Kaukasus; *Picea Glehnii* Mast. aus Japan;

Picea Watsoniana MAST. aus China; *Picea asperata* MAST. aus China; *Picea aurantiaca* MAST. aus China; *Picea nigra* LK. aus Nordamerika, gemein in Neufundland und Ostkanada; *Picea rubra* LK. von Nordkarolina bis Kanada; *Picea alba* LINK von Neu-England bis Kanada; *Picea Engelmannii* ENGELM. von dem westlichen Nordamerika, am schönsten im Norden der Vereinigten Staaten; *Picea pungens* ENGELM. aus den Rocky Mountains, Kolorado und Utah.

Zu der Sektion ***Omorica*** gehören: *Picea Brewiana* WATSON aus Kalifornien und Oregon; *Picea omorica* PANČIČ aus Serbien, Bosnien, Montenegro und Bulgarien, interessant, weil die einzige Art dieser Sektion in Europa, nach WEITTSTEIN wahrscheinlich ein Relikt des Tertiärs; *Picea spinulosa* GRIFF. aus dem Himalaya; *Picea complanata* MAST. aus China; *Picea purpurea* MAST. aus China; *Picea ajanensis* FISCH aus Sibirien und Japan; *Picea sitkaensis* CARR. aus dem nordwestlichen Nordamerika von 40°—57° n. B.

Wir werden uns auf die Besprechung der

Picea excelsa[1])

beschränken müssen. Der Baum erreicht 30 bis über 50 m Höhe und hat schnurgrade, säulenförmige, sich stark verjüngende Stämme, welche bis zu 2 m Durchmesser erreichen können. Die Blätter sind sehr dicht spiralig gestellt (Fig. 152, 18), an üppigen jungen Trieben rings um den Zweig oder bürstenförmig nach oben stehend, gerade oder etwas gebogen, steif, zusammengedrückt, vierkantig, kurz-stachelspitzig, stechend, allerseits glänzend dunkelgrün, auf hervorragenden Blattkissen 15—25 mm lang, 1 mm breit. Knospen kegelförmig-spitz mit trockenhäutigen, hellbraunen, harzlosen Schuppen. Männliche Blüten (Fig. 152, 1) zwischen den Blättern, am Grunde von hellgrünen Deckblättern umgeben, 20 bis 25 mm lang, schön purpurrot. Die Antheren öffnen sich, wie GOEBEL nachwies (vergl. Fig. 152, 6—9), mittels einer schief zur Mediane der Staubblätter verlaufenden Längsspalte. Fig. 6 zeigt dies in überaus deutlicher Weise. Weibliche Blüten an den Spitzen vorjähriger Triebe, länglich, zylindrisch, 4—5½ cm lang, aufrecht, schön purpurrot (Fig 152, 10). Zapfen hängend, 10—16 cm lang, 3—4 cm breit, zylindrisch-stumpf, jung grün, reif hellbraun (Fig. 152, 11), Schuppen zahlreich, dachziegelig, glänzend lederartig, verkehrt-eirund, konkav, am Rande wellig ausgerandet oder ausgefressen gezähnelt (Fig. 152, 12); Brakteen klein, länglich, gezähnelt gewimpert, viel kürzer als die Samenschuppe. Samen eiförmig-spitz, dunkelbraun, 4 mm lang, mit dreimal so langem, rotgelbem, glänzendem Flügel. Ausfliegen der Samen im Frühjahre, wo dann der Zapfen mit weitklaffenden Schuppen noch länger am Baume hängen bleibt.

Eine sehr merkwürdige und beachtenswerte Form ist *Picea excelsa* f. *acrocona* FRIES in Bot. Notiser, Lund 1890, p. 255; sie wurde in der Nähe von Upsala in Wäldern wild gefunden; ein etwa 3 m hoher Baum im botanischen Garten zu Upsala trägt neben normalen, langgestreckten monströse Zapfen. Ganz junge Zapfen zeigen zwischen den weichen zurückgerollten Zapfenschuppen derbe, kurze, breite, scharfgespitzte

---

1) Beschreibung nach BEISSNER.

Nadeln, die nach der Spitze zu schopfartig stehen (Mitt. d. D. Dendrol. Gesellsch.).

Die Zahl der von der Fichte bekannten Formen ist überaus groß, BEISSNER führt deren nicht weniger als 83, sage und schreibe dreiundachtzig! an.

Die x-Generation

wurde von MIYAKE 1903, On the development of the sexual organs and fertilization of Picea excelsa, Ann. of Botany XVII, p. 351, untersucht.

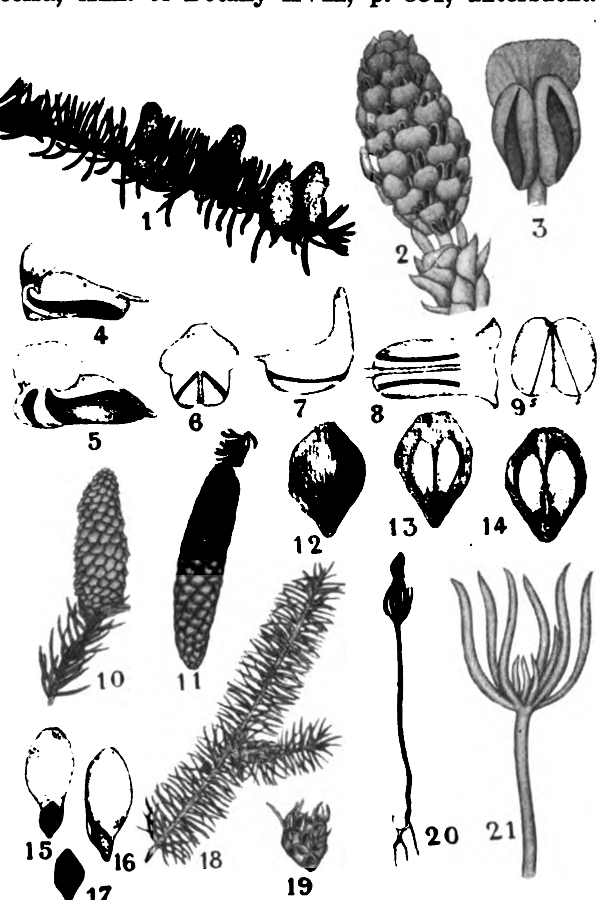


Fig. 152. Picea excelsa. 1 Zweig mit ♂ Blüten in natürlicher Lage, nach GOEBEL. 2 Eine männliche Blüte mit aufgesprungenen Mikrosporangien, nach BEISSNER. 3 Ein Mikrosporophyll der Fig. 2, nach BEISSNER. 4, 5 Mikrosporophylle von der Seite gesehen, nach WILLKOMM. Fig. 6—9 nach GOEBEL. Fig. 18, 19 Original, alle anderen nach WILLKOMM. 6—9 Schema des Verlaufes der Aufrißstelle der Mikrosporangien. 6 Staubblatt von vorne, 7 von der Seite, 8 von unten, 9 Schema für die Lage der Pollensäcke im Querschnitt gedacht, S Symmetrieebene derselben. 10 Weibliche Infloreszenz. 11 Kegel. 12 Reife Samenschuppe von außen (unten die ganz kleine Braktee). 13 Samenschuppe von innen mit den Samen. 14 Idem ohne dieselben. 15, 16 Samen mit, 17 ohne Flügel. 18 Scheinbare Zapfenbildung an einem vegetativen Zweige durch Chermes Abietis. 19 Eine Galle von Chermes Abietis. 20, 21 Keimpflanzen.

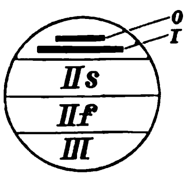
Das Material dieses in Europa einheimischen Baumes wurde in Amerika (Cornell University) von einem Japaner gesammelt, publiziert in einem englischen Journal und wird jetzt von einem Holländer hier in deutscher Sprache referiert.

Zur Fixierung wurde FLEMMINGS starke Lösung benutzt und nach seinem Dreifarbenverfahren gefärbt.

Die ♂ x-Generation.

Im reifen Pollenkorn, kurz vor dem Ausstreuen, sind die degenerierten Reste zweier steriler Prothalliumzellen (0, I), die Körperzelle, die Stielzelle

und der Pollenschlauchkern sichtbar, also: hat sich demnach der Quere nach in Stielzelle zelle geteilt. Diese letztere Teilung scheint Tage vor dem Ausstreuen der Sporen statt-



Die Zelle II und Körper- einige wenige zufinden.

Die Bestäubung fand in der Nähe von Ithaca N.-Y. etwa in der zweiten Maiwoche statt, das Pollenkorn trat wenige Tage nach der Bestäubung in die Schlauchbildung ein (Fig. 153, 9).

Bald nachher begibt sich der Pollenschlauchnucleus in den Schlauch (Fig. 153, 10). Die Körper- und die Stielzelle, welche fast gleichgroß und gleichförmig sind, wenn sie entstanden, fangen an zu wachsen und sind alsbald sehr verschieden (Fig. 153, 13). Die Körperzelle wächst

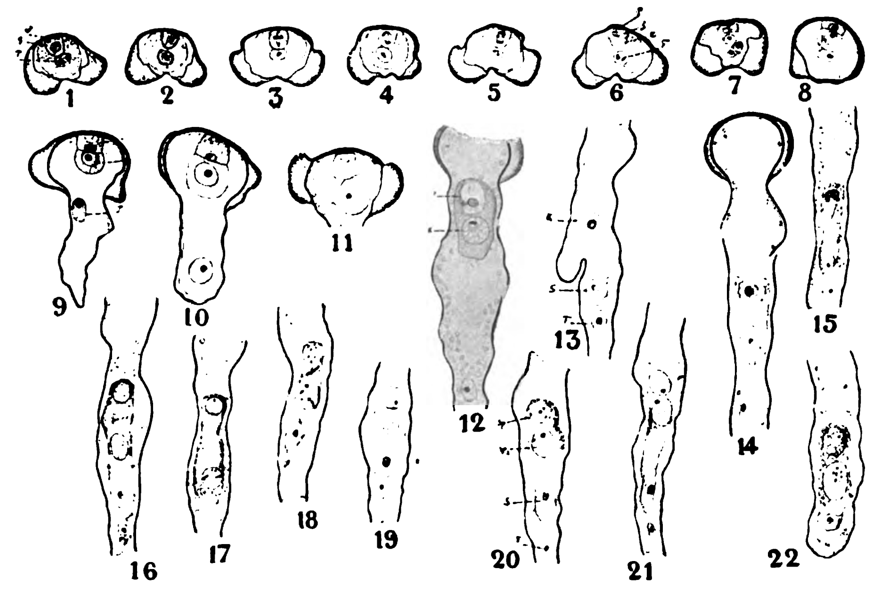


Fig. 153. Picea excelsa. Keimung des Pollens nach MIYAKE. P Sterile Prothalliumzelle. G Generative Zelle. T Schlauchkern. S Stielzelle resp. deren Kern. K Körperzelle. Sp_1, Sp_2 Spermakerne. 1—6 Pollenkörner in verschiedenen Keimungsstadien, wenige Tage vor der Bestäubung. 7—8 Stadien gerade vor der Schlauchbildung. 9—14 Weitere Stadien. 15—20 Teilung der Körperzelle zur Bildung der Spermakerne. 20, 21 Spermakerne fertig. 22 Spermakerne in der Spitze des fast die Archegonien erreichenden Pollenschlauches.

schneller, und ihr Kern nimmt mehr oder weniger Kugelform an, mit deutlichem Nucleus, während ihr Plasma sehr dicht und feinkörnig ist; hingegen hat die Stielzelle einen kleineren Kern und stark vakuolisiertes Plasma.

Etwa zwei Wochen oder etwas länger nach der Bestäubung begibt sich die Körperzelle, von der Stielzelle gefolgt, in den Pollenschlauch (Fig. 153, 12). Die Stielzelle passiert bald die Körperzelle (Fig. 153, 13) und verklebt sich mit deren vorderem Teil. Nachdem die Körperzelle in den Pollenschlauch eingetreten ist, verlängert sie sich mehr oder weniger und bekommt eine etwas unregelmäßige Kontur (Fig. 153, 14). Sie hat keine Zellwand, und der Kern nimmt zur Zeit ihrer Teilung den oberen Teil der Energide ein.

Die Teilung der Körperzelle wurde nicht im Detail verfolgt. Sie scheint so ziemlich zu verlaufen wie Miss FERGUSON bei *Pinus* beschreibt (Fig. 153, 15—19). Besondere Spermazellen werden nicht gebildet, nur der Kern der Körperzelle teilt sich, und die beiden ungleich großen Tochterkerne liegen in einer Plasmamasse (Fig. 153, 22), die untere, oder in bezug auf die Pollenschlauchspitze vordere von ihnen ist immer die größere.

Die ♀ x-Generation.

Ueber die Prothalliumbildung redet MIYAKE nicht, sie findet, wenn ich mich richtig erinnere, nach dem SOKOLOWA-Typus statt.

Die Zahl der Archegonien variiert von 2—7, die gewöhnliche Zahl ist 4; wie sie liegen, sagt MIYAKE nicht, nur daß sie aus je einer

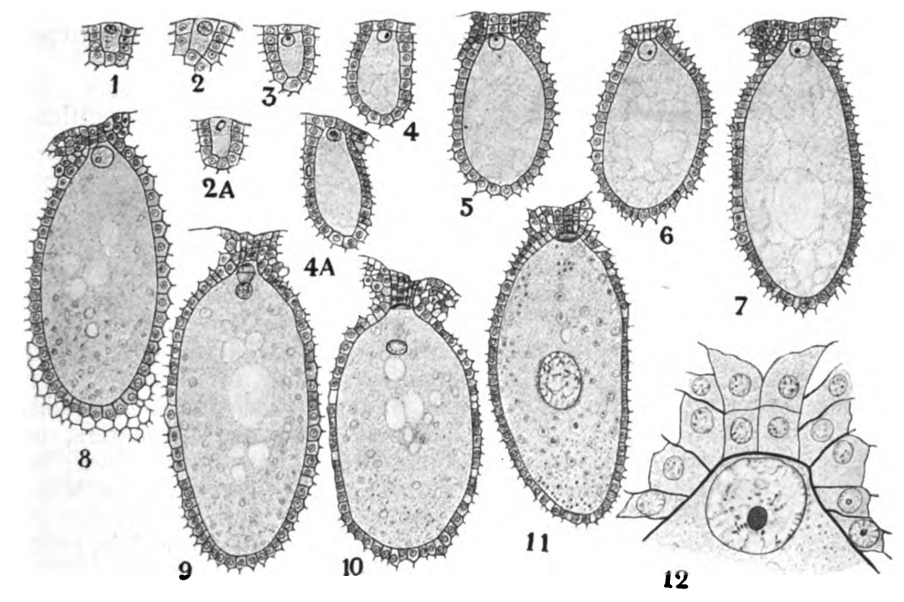


Fig. 154. Picea excelsa, nach MIYAKE. Verschiedene Stadien in der Bildung des Archegons. Fig. 11 zeigt das Vorhandensein einer Bauchkanalzelle und die vielen in mehreren Etagen liegenden Halszellen. Fig. 12 der obere Teil eines Archegons im Stadium der Fig. 8, d. h. kurz vor der Teilung des Kernes der Zentralzelle.

Oberflächenzelle im mikropylären Ende des Prothalliums entstehen. Sehr bald teilt sich die Initiale in 2 Zellen, von denen die obere kleinere die Mutterzelle des Halses und die untere größere die Zentralzelle bildet. Der Hals besteht schließlich aus 4—8 Reihen von Zellen, mit 2—4 Zellen in jeder Reihe.

Die Zentralzelle ist zunächst stark vakuolisiert, und ihr Kern bleibt immer in der Nähe der Halszellen (Fig. 154, 8). Später nimmt der plasmatische Inhalt zu, und die Vakuolen fangen an zu verschwinden. Wenn die Zentralzelle ausgebildet ist und ihr Kern sich zur Teilung anschickt, nehmen Zahl und Größe der Vakuolen sehr ab, und Proteinvakuolen beginnen zu erscheinen. Es wird eine vollständige Bauchkanalzelle gebildet (Fig. 154, 11), welche jedoch bald mitsamt ihrem Kern degeneriert.

Der Eikern vergrößert sich bedeutend und begibt sich nach dem Zentrum des Eies.

Befruchtung.

Bei diesem Vorgang wird der größere Teil des Pollenschlauches inkl. der beiden Spermakerne in das Ei entlassen. Der größere Spermakern kopuliert mit dem Eikern. Der zweite Spermakern bleibt unverändert im oberen Teile des Eies liegen und degeneriert dort wahrscheinlich schließlich.

Die Embryoentwickelung

Der Zygotekern teilt sich alsbald in zwei kleinere Tochterkerne, diese teilen sich simultan, und die 4 resultierenden Kerne erreichen bald volle Größe und begeben sich nach der Archegonbasis. Diese 4, jetzt basalen Kerne teilen sich simultan. Nachdem 8 freie Kerne gebildet worden sind, entstehen erst die Wände, so wie Miss FERGUSON dies für *Pinus* beschrieb.

Der Embryo bildet dann in der üblichen Weise, eine nach oben offene Rosette, eine Suspensorenetage, und die Etage des eigentlichen Embryos.

Das andere Genus der *Piceae*,

Tsuga,

ist nach MASTERS sehr nahe mit *Picea* verwandt. Diese „Hemlock Spruces" der Engländer wurden ursprünglich unter *Pinus* untergebracht, LINKE nahm sie unter *Picea* auf, während andere sie zu *Abies* stellten. CARRIÈRE stellte das Genus *Tsuga* auf, darin von ENGELMANN gefolgt. Die Zweiglein zeigen die etwas erhobenen Pulvini an der Basis der Blätter, die Blätter sind oft anscheinend zweireihig, in der Tat aber spiralig gestellt, meistens uniformen Charakters, mit einem deutlichen Stiele, meistens dem Zweige angedrückt, flach, mit einem einzigen Harzkanale im Zentrum des Blattes zwischen der Mittelrippe und der Epidermis und fast, wenn nicht ganz, in Kontakt mit beiden, wie bei *Torreya*. Die männlichen Blüten sind stipitat, axillär, kugelförmig, und an der Basis von kleinen Schuppen umgeben. Die Mikrosporangien haben einen kurzen spornähnlichen oder knopfartigen Fortsatz an der Basis und springen quer auf. Die Pollenzellen sind kugelig. Die weiblichen Kegel sind klein, terminal, hängend, mit persistenten Brakteen und wenig vergrößerten eingeschlossenen Samenschuppen, welche jedoch während der Blüte sichtbar sein können. Die geflügelten Samen sind sehr klein. Kotyledonen 3—6, linear-oblong, mit Spaltöffnungen an der Oberseite. Die Primärblätter den Kotyledonen ähnlich und mit ihnen abwechselnd, aber mit Spaltöffnungen an der Unterseite. Das Genus ist nahe mit *Picea* verwandt, aber Habitus, die eigentümliche Blattstruktur und die Blüteneigenschaften zusammen rechtfertigen eine Abtrennung.

Wir unterscheiden zwei Sektionen.

Sektion I. *Eutsuga* ENGELM.

Blätter flach, stumpf, meist am Rande sehr fein gesägt, nur auf der Unterseite mit Spaltöffnungslinien versehen, Pollenkörner scheibenförmig. Zapfen klein, 2 ½ cm lang. Hierher:

Tsuga Sieboldii CARR. aus Japan und China; *Tsuga diversifolia* MAXIM. aus Japan, von welcher eine Abart, welche auf Formosa

vorkommt, von HAYATA als *Tsuga formosana* HAYATA unterschieden wird; *Tsuga yunnanensis* MAST. aus China; *Tsuga Brunoniana* CARR. aus dem Himalaya, Nepal und Sikkim; *Tsuga canadensis* CARR. aus dem kältern Nordamerika zumal im Osten von der Hudsonbai bis Nordkarolina; *Tsuga caroliniana* ENGELM. aus Karolina; *Tsuga mertensiana* aus dem westlichen Nordamerika von Kalifornien bis Alaska.

Sektion II. *Hesperopeuce* ENGELM.

Blätter sehr konvex und oben gestielt, spitzlich, beiderseits mit Spaltöffnungen, Pollenkörner zweilappig, Zapfen groß, bis 7½ cm lang. Hierher nur:

Tsuga Pattoniana ENGELM. aus dem westlichen Nordamerika in der Sierra Nevada.

Wir wollen uns auf die Besprechung von

Tsuga canadensis

beschränken. Sie kommt im kälteren Nordamerika, zumal im Osten von der Hudsonbai bis Nordkarolina, je weiter nach Süden desto seltener vor und erreicht in der Nähe des Alleghany-Gebirges die südlichste Grenze.

Ihre Heimat ist nach Dr. MAYR das Grenzgebiet der Laub- und Tannenwaldregion, sie bevorzugt die kühlen Lagen des Laubwaldes und die warmen des Nadelwaldes, sie sucht die Nordseiten der Berge trotz mageren, felsigen Bodens, liebt feuchte enge Talschluchten, selbst kalte, nasse Sümpfe.



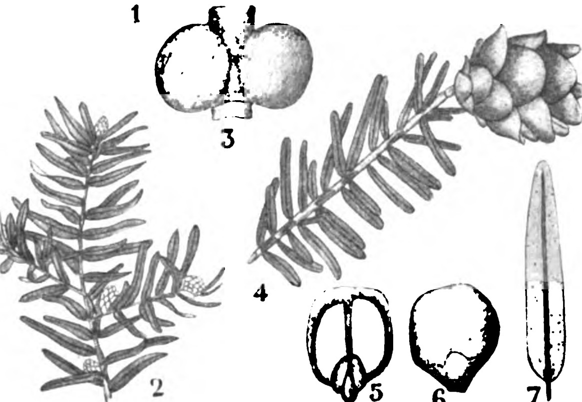


Fig. 155. *Tsuga canadensis*, nach BEISSNER. 1 Eine Anpflanzung im ARNOLD-Arboretum Boston, Mass. 2 Zweig mit männlichen Blüten. 3 Mikrosporophyll, vergrößert. 4 Zweig mit Kegel. 5 Samenschuppe mit dem geflügelten Samen. 6 Samenschuppe und Braktee von außen, nach EICHLER. 7 Laubblatt von unten.

Baum von 25 bis über 30 m Höhe mit schlankem Stamm und pyramidaler Krone. Aeste horizontal, mit den Spitzen überhängend, junge Zweige zahlreich, rostfarbig, ausgereift glatt, nur die jüngsten dünn, weichhaarig. Blätter dichtstehend, fast zweizeilig, kurz, gerade, steif, flach, lineal, stumpf, ganz-

randig, an den Rändern schärflich, kurzgestielt, 10—15 mm lang, $1^1/_2$ mm breit, oberseits mit leichter Längsrille, glänzend grün, unten beiderseits vor dem wenig vortretenden Mittelkiel mit weißlichen Spaltöffnungslinien versehen; männliche Blüten klein, hellgelb, fast kugelig, gestielt. Weibliche Blüten blaßgrün, Zapfen einzeln an kurzen Zweigen hängend, eirund oder eirund-länglich-stumpf, 17—21 mm lang, 12—15 mm breit, nach dem Samenausfalle oft mehrere Jahre am Baume hängen bleibend. Zapfenschuppen fast lederartig, verkehrt eirund, am Rande gezähnelt, Brakteen eirund, abgestutzt, zweispaltig, stumpf oder zugespitzt, gezähnelt drei- bis viermal kürzer als die Schuppen. Samen länglich, hellbraun, mit länglichem, stumpfem, gleichfarbigem und $^1/_4$ oder $^1/_8$ längerem Flügel. In Amerika etwa 4 Millionen Hektar angepflanzt resp. ausgebeutet zur Gewinnung der aschgrauen Rinde als Gerbmaterial.

Im Jahre 1736 durch PETER COLLINSON in Europa eingeführt und jetzt vielfach in mehreren Formen kultiviert.

Die x-Generation

wurde 1900 von MURRILL untersucht (The development of the Archegonium and Fertilisation in the Hemlock Spruce [Tsuga canadensis].

Bestäubung.

Die ♀ Kegel sind terminal auf den größeren, horizontalen Zweigen, die ♂ in sehr großer Zahl auf den kleineren. Zur Zeit der Bestäubung ändert sich die Stellung der ♀ Kegel nicht; sie bleiben etwas hängend, die Schuppen öffnen sich etwas und erhalten den Pollen von unten, so daß er aufwärts steigt. Die Bestäubung nimmt auf einem Baume etwa 3 Tage in Anspruch, aber es dauert eine Woche oder länger, bevor die Bestäubung an einem Fundorte vollendet ist. 1899 fiel das Maximum der Bestäubung auf den 19., 1900 auf den 22. Mai. Zwei Wochen nach der Bestäubung erscheinen die Archegoninitialen, eine Woche später ist der Hals gebildet und zwei Wochen später die Bauchkanalzelle abgeschnitten. Befruchtung findet 5 Tage nach dem Abschneiden der Bauchkanalzelle statt.

Die ♂ x-Generation.

Die Entwickelung wurde leider nicht untersucht.

Die ♀ x-Generation.

Die Entwickelung des Prothalliums wurde nicht untersucht, sie geschieht vermutlich nach dem SOKOLOWA-Typus. Die Archegoninitialen liegen an der Spitze des Prothalliums, jedes Archegon ist von einem differenzierten Mantel von Prothalliumzellen umgeben. Die Zahl der Archegonien beträgt vielfach 5, sie liegen in einer Gruppe und sind nur durch die Mantelzellen voneinander getrennt (Fig. 156, 16).

Die Initialen schneiden zunächst die Mutterzelle der Halszellen ab (Fig. 156, 3), beim reifen Archegon besteht der Hals meistens aus 2, auch wohl aus 1, 3 oder 4 Zellen.

Eine lang persistierende Bauchkanalzelle wird gebildet (Fig. 156, 7, 8, 10).

Der Eikern nimmt an Größe zu, und wenn die Vakuole sich nach dem Zentrum des Eies begibt, bewegt sie sich nach oben an dem Eikern vorbei und liegt dann an der Spitze des Eies (Fig. 156, 10).

Die in das Archegon eingetretenen Inhaltsteile des Pollenschlauches bestehen aus dem Pollenschlauchnucleus mit etwas Protoplasma und Stärkekörnern, aus dem Stielkern von seinem eigenen spärlichen, vakuolisierten Zytoplasma umgeben, und aus den beiden ungleichen Sperma-

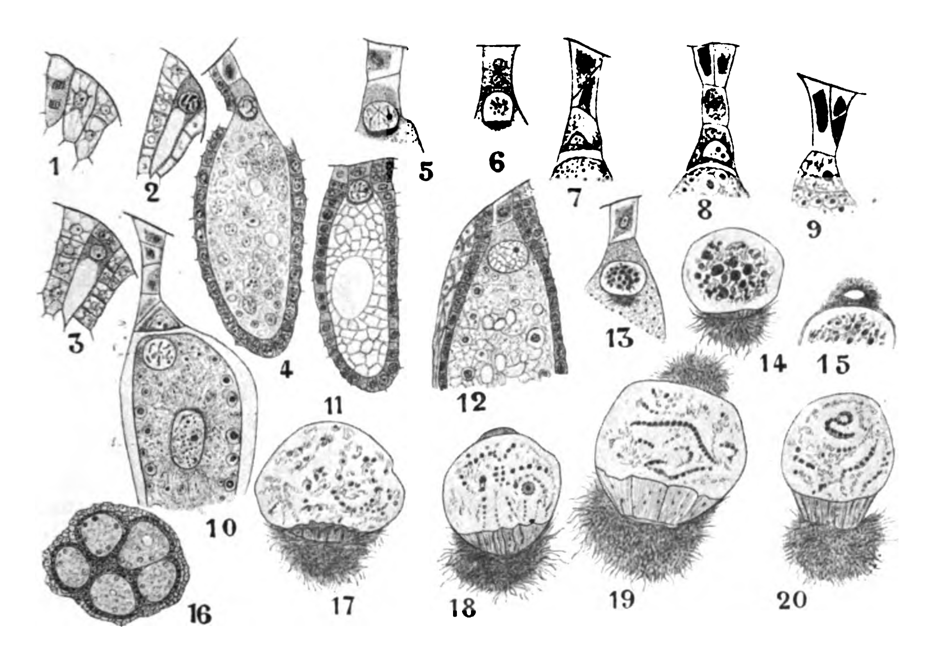


Fig. 156. Tsuga canadensis, nach Murrill. 1—2 Archegoninitialen. 3 Die primäre Halszelle abgeschnitten. 4 Die Halszelle in Teilung. 5—6 Weitere Teilung der Halszelle. 7 Ein reifes Archegon mit 2 Halszellen und einer Bauchkanalzelle. 8 Ein reifes Archegon mit 3 Halszellen. 9 Vier Halszellen. 10 Reifes Archegon. B Bauchkanalzelle, V Vakuole, E Eizelle. 11 Junges Archegon, der Fig. 3 folgend. 12 Ebenfalls noch junges Archegon. 13, 14, 15, 17—20 Der Kern der Zentralzelle schickt sich zur Teilung an, deutlich sind die kinoplasmatischen Massen. 16 Querschnitt einer Archegongruppe.

zellen mit deren dichten Plasmamassen und großen tiefgefärbten Kernen. Der größere der beiden Spermakerne schlüpft aus seiner Zelle aus und konjugiert mit dem Eikern, während der kleinere und die übrigen Inhaltsbestandteile des Pollenschlauches nach und nach resorbiert werden (Fig. 157, 2 und 7—10).

Der funktionierende Spermakern flacht sich gegen den Eikern ab in der Form einer bikonvexen Linse, und die völlige Verschmelzung findet nur sehr langsam statt. Der Zygotekern teilt sich zweimal, und die 4 freien Tochterkerne begeben sich nach der Basis des Archegons, wo der Embryo sich in der üblichen Weise bildet.

Die zweite Gruppe der *Abietineen* ist die der

Sapineae.

Als Typus dieser Gruppe mag das Genus

Abies

gelten. Dieser Name kommt schon bei den Alten vor, er wurde von Tournefort aufgenommen und von Linné akzeptiert. Große Konfusion ist entstanden durch die Weise, in welcher moderne Autoren die Namen *Abies* und *Picea* benutzt haben. Fast allgemein werden jetzt die Silbertannen *Abies* genannt und die Fichten *Picea*, nur englische Gärtner machen es nach dem Beispiele Dons gerade umgekehrt.

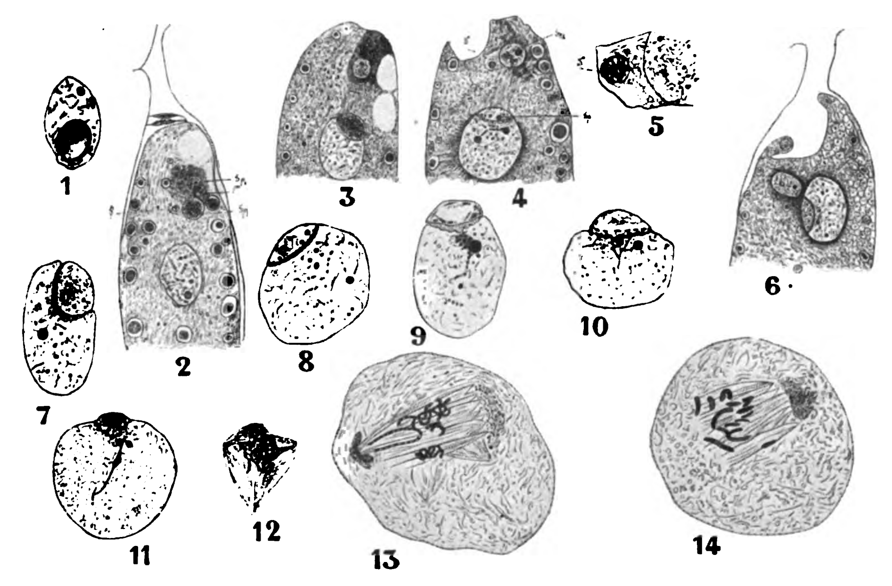


Fig. 157. Tsuga canadensis, nach Murrill. 1 Eikern mit großem Nucleolus, dessen Membran an einem Punkte gebrochen ist. 2 Der funktionierende größere Spermakern (Sp^1) tritt aus der Körperzelle heraus, Sp_2 zweiter Spermakern, S Stielkern, T Schlauchkern. 3 Der funktionierende Spermakern in Kontakt mit dem Eikern, der andere Spermakern und der Stielkern oben. 4 Weitere Fusion. 5 Die Stielzelle (S) der Fig. 4 vergrößert. 6—11 Verschmelzung von Ei- und Spermakern. 12 Eine tripolare Spindel in der Eispitze, an der Stelle, welche meistens vom zweiten Spermakern eingenommen wird. 13—14 Die erste Teilung des Zygotekernes.

Abies, in der von Link, dem darin bald allgemein gefolgt wurde, verwendeten Einschränkung, umfaßt *Abietineae* mit flachen, ausgebreiteten Blättern, welche, wenn sie abfallen, runde Narben hinterlassen mit kaum einer Anschwellung oder einem Pulvinus. Die männlichen Blüten sind kätzchenähnlich, oval oder zylindrisch, kurzgestielt, und deren Basis von Schuppen umgeben. Die Mikrosporangien springen quer auf, und die Mikrosporophyllspitze ist knotig. Die Pollenkörner führen Luftsäcke und gleichen denen von *Pinus*.

Die reifen ♀ Kegel stehen aufrecht, die Samenschuppen sind zunächst länger als die Brakteen, welche schließlich von der Kegelachse abfallen, wodurch diese nackt und aufrecht auf dem Baume stehen bleibt, lange nachdem die Samen verschwunden sind (Fig. 158, 1 rechts).

Es sind immergrüne Bäume mit schmal-linealen, mehr oder weniger flachen, zweispitzigen, zweizeilig abstehenden Blättern, oder sie sind spiralig zerstreut, zumal an üppigen jungen Trieben und fruchtbaren Zweigen immer dichter gestellt und mehr nach oben gerichtet, auch mehr zugespitzt, oberseits meist rinnenförmig oder bisweilen flach gewölbt, daher im Querschnitt dünner oder dichter, sichelförmig, stumpf-dreikantig, schief-kantenförmig bis schief-vierkantig, unten mit weißen Spaltöffnungslinien und mit wenig hervorragender Rippe, unten an der Basis oft stielartig verschmälert und gedreht, ohne oder nur ausnahmsweise mit Pulvinus.

Die Arten haben im großen und ganzen dieselbe Verbreitung wie *Pinus*, dringen aber nirgends in die Tropen vor, sogar nicht auf den Gebirgen. Das Genus ist aus China nicht bekannt, und nur eine Art wächst in Kanada.

Es gibt etwa 30 Arten.

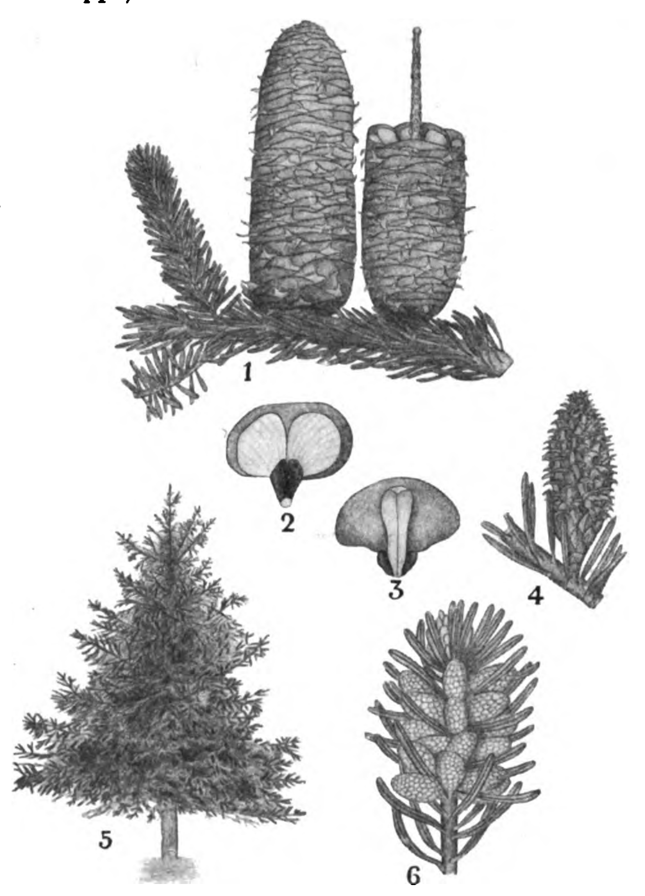


Fig. 158. Abies. 1—3 Abies Nordmanniana LINK, nach GARDENERS Chronicle 1886, No. 631. 1 Zweig mit Kegeln, vom rechten Kegel die obersten Samenschuppen und Brakteen abgefallen und so die noch lange stehen bleibende Kegelachse zeigend. 2 Samenschuppe mit den Samen von innen. 3 Samenschuppe und Braktee von außen. 4, 6 Abies pectinata. nach WETTSTEIN. 4 weibliche, 6 männliche Infloreszenz. 5 Habitusbild einer jungen Abies Nordmanniana.

A.[1]) Knospen ohne Harz, Blätter stumpf und ausgerandet, Zapfen zylindrisch. *Abies pectinata* D.C. (Fig. 159, 1) aus den Gebirgen Mittel- und Südeuropas; *Abies Nordmanniana* LK. aus dem Kaukasus (Fig. 158, 1); *Abies Nordmanniana* × *Pinsapo,* ist ein nicht seltener Bastard.

B. Knospen harzig, Blätter spitz oder stechend. *Abies cephalonica* LOUD. aus Griechenland mit der Hybride: *Abies Vilmorini* MASTERS = *A. cephalonica* × *A. Pinsapo,* der in Verrières steht und von VILMORIN 1867 erhalten wurde durch Bestäubung einer weiblichen Blüte von *A. Pinsapo* mit dem Pollen von *A. cephalonica.* Der Baum brachte im Jahre 1900 zum ersten Male gute Samen. Daraus

1) Nach BEISSNER.

wurden Pflanzen erzogen, von denen PHILIPPE DE VILMORIN in seinem Hortus Vilmorianus 1906 p. 70 sagt: „Les pieds obtenus de semis, aujourd'hui âgés de quatre ans, présentent un feuillage acuminé, aigu, qui rappelle celui de l'*Abies cephalonica,* confirmant ainsi l'hybridité.“ Von der ursprünglichen Hybride sagt er: Par son port et son feuillage, l'arbre se rapproche de l'*Abies Pinsapo.* Les feuilles sont toutefois plus longues, plus souples, stomatifères en dessous seulement et absentes de la face inférieure. Les cônes, qu'il produit abondamment et qui renferment aujourd'hui des graines parfaitement fertiles, sont plus semblables à ceux de l'*Abies cephalonica,* particulièrement dans leur teinte rousse, leur sommet acuminé et dans les bracteés qui sont saillantes certaines années, presque toutes incluses d'autres.“ *Abies Pinsapo* BOISS. aus Spanien.

C. Knospen harzig, Blätter stumpf oder ausgerandet, Zapfen groß, zylindrisch, vor der Reife grünlich. *Abies numidica* DE LANNOY CARR. aus Algerien; *Abies cilicica* CARR. aus Kleinasien.

D. Knospen harzig, Blätter einspitzig, oft stechend oder jung gabelspitzig; Zapfen vor der Reife grün. *Abies firma* S. et Z. aus Japan und China (Fig. 159, 2). *Abies holophylla* MAXIM. aus China; *Abies umbilicata* aus Japan; Zapfen vor der Reife dunkelblau: *Abies homolepis* S. et Z. aus Japan.

E. Knospen harzig, Blätter stumpf ausgerandet; Zapfen groß, zylindrisch, vor der Reife dunkelpurpurn. *Abies amabilis* FORB. aus Nordamerika (Washington und Oregon); *Abies webbiana* LINDL. aus Nordafghanistan und dem Himalaya (Fig. 159, 4); *Abies Pindrow* SPACH. aus dem Himalaya.

F. Knospen harzig, Blätter stumpf, Zapfen mittelgroß, vor der Reife blaßgrün oder purpurn; *Abies concolor* L. et G. aus Kalifornien; *Abies grandis* LINDL. von Kalifornien bis Vancouver.

G. Knospen eirund, kastanienbraun, Blätter vierkantig, stumpf bis scharf gespitzt; Zapfen sehr groß, dick purpurrot, Brakteen eingeschlossen. *Abies magnifica* MURR. aus Kalifornien.

H. Knospen eirund, kastanienbraun, mit abstehenden Schuppen; Blätter flach, einspitzig, rundlich; Zapfen sehr groß und dick, purpurrot, Brakteen weit über die Samenschuppen zurückgeschlagen. *Abies nobilis* LINDL. aus Oregon (Fig. 159, 3).

I. Knospen glatt, groß und spitz, Blätter steif, scharf zugespitzt; Zapfen rundlich, igelförmig, Brakteen in eine lange Granne ausgezogen. *Abies bracteata* HOOK et ARN. in Kalifornien (Fig. 159, 5).

J. Knospen rundlich, mit bläulichen Schuppen; Blätter stumpf oder scharf gespitzt; Zapfen groß, zylindrisch, vor der Reife dunkelblau. *Abies religiosa* LINDL. aus Mexiko und Guatemala.

K. Knospen harzig; Blätter weich, stumpf, ausgerandet; Zapfen klein, dunkelpurpurn: *Abies Fraseri* LINDL. aus den Alleghanies; *Abies balsamea* MILL. aus allen nördlichen Staaten Nordamerikas, als einzige dortige Tannenart weit verbreitet; *Abies subalpina* ENGELM. von Kolorado bis Alaska; *Abies arizonica* MERRIAM aus Arizona; *Abies sibirica* aus Sibirien, Rußland und Mongolien; *Abies nephrolepis* MAXIM. aus Mandschurien; *Abies gracilis* KOMAROW aus Kamtschatka; Zapfen klein, dunkel-olivengrün. *Abies sachalinensis* MAST. von der Insel Sachalin und Japan; Zapfen klein, walzlich, dunkelblau aus Japan; *Abies Delavayi* FRANCK aus China; Blätter ausgerandet, Zapfen tonnenförmig, dunkelblau; *Abies Fargesii* FRANCK aus China; *Abies*

squamata Mast. aus China; *Abies Mariesii* Mast. aus Japan; *Abies recurvata* Mast. aus China.

Die x-Generation

ist nur von *Abies balsamea*, wenn auch nicht vollständig, bekannt, weshalb wir diese Art besprechen wollen. Außerdem besteht eine ältere Beobachtung (1869) von Strasburger über *Abies pectinata* und eine vor-

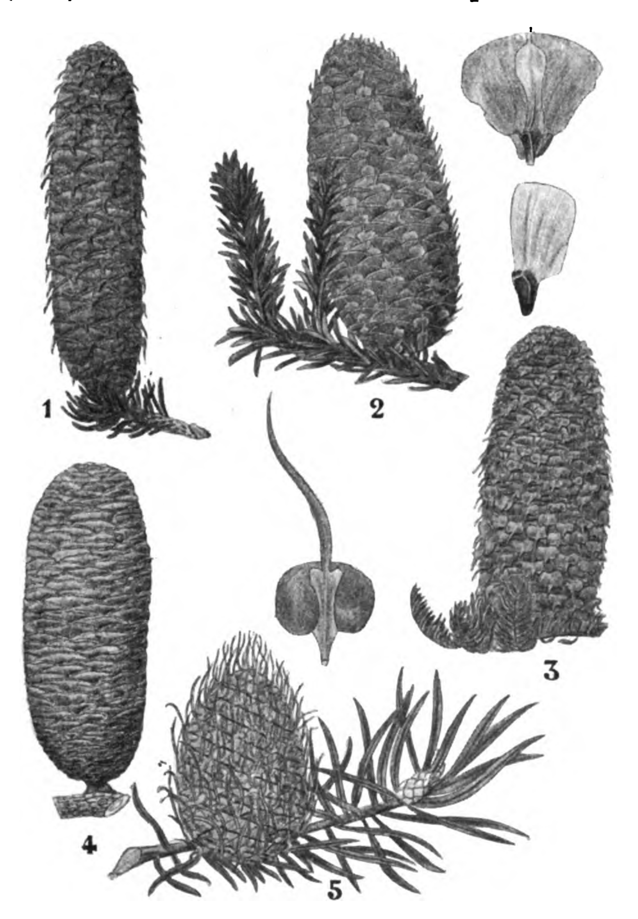


Fig. 159. Nach Beissner. 1 Abies pectinata D.C. 2 Abies firma S. et Z., daneben rechts Samenschuppe mit Braktee und Samen. 3 Abies nobilis Lindl. 4 Abies webbiana Lindl. 5 Abies bracteata Hook. et Arn., darüber Samenschuppe mit Braktee.

läufige Mitteilung über die x-Generation dieser Pflanze von F. Cavara, Osservazioni morfologiche sulle Gimnosperme (notizie preliminari). I. Oogenesi nell' Abies pectinata. Bull. Soc. bot. Ital., 1900, p. 317—322.

Abies balsamea Mill.

ist die einzige in Nordamerika in allen nördlichen Staaten häufige Tannenart; sie wächst meist auf Bergen und in sumpfigen Lagen ge-

meinsam mit *Picea alba*. Im Jahre 1697 wurde sie von Bischof COMPTON in Europa eingeführt und wird jetzt in mehreren Formen kultiviert.

In der Heimat ist es ein Baum von 15—25 m Höhe mit schlankem Stamm und spitz-kegelförmiger Krone; an der glatten, schwarzgrauen Rinde des Stammes bilden sich zahlreiche Harzbeulen, die ein klares Harz enthalten, den sogenannten Kanadabalsam. Die Blätter duften, gerieben, außerordentlich aromatisch. Männliche Blüten eirund-länglich-stumpf, gelb und rötlich angehaucht, weibliche Blüten zylindrisch-kegelförmig, grünlich. Zapfen eirundlänglich, stumpf, 6—10 cm lang, $2^1/_2$ cm breit, jung dunkelviolett, reif graubraun, meist stark mit Harz überzogen, Samenschuppen genagelt, oben breit abgerundet, auf dem Rücken flaumhaarig, Brakteen fast kreisrund, gefranst gezähnelt, mit pfriemenförmiger Spitze, eingeschlossen oder nur mit der Spitze über die Schuppe hervorsehend.

Die ♂ x-Generation

ist in ihrer Entwickelung nicht bekannt.

Von der

♀ x-Generation

handelt ein Artikel MIYAKES in den Beiheften zum Bot. Centralbl. 1903, Bd. 14, Contribution to the Fertilization and Embryogeny of Abies Balsamea.

Das Material wurde zwischen dem 23. Juni und dem 7. Juli 1907 von MIYAKE in den Adirondacks gesammelt und mit folgenden Resultaten untersucht.

Die Zahl der Archegonien wechselt von 1 bis 4; zwei ist die häufigste Zahl. Der Hals des reifen Archegons besteht meistens aus 3 oder 4 Etagen, jede Etage zu 4 Zellen.

Die Zahl der Chromosomen in den Mantelzellen, in Prothalliumzellen also, beträgt 12.

Der Kern der Zentralzelle teilt sich, und es wird eine Bauchkanalzelle, welche bis zur Befruchtung persistiert, und eine Eizelle gebildet.

Bei der Befruchtung tritt fast der ganze Inhalt des unteren Teiles des Pollenschlauches, einschließlich der beiden ungleich großen Spermakerne, welche in einer gemeinsamen Cytoplasmamasse liegen, der Stielzelle und des Pollenschlauchnucleus, in das Ei ein.

Der größere der beiden Spermakerne schlüpft aus der Energide der Körperzelle aus und begibt sich sofort nach dem Eikern, bettet sich in der Seite desselben ein, verschmilzt aber noch nicht völlig. Spätere Stadien der Verschmelzung wurden nicht beobachtet.

Der Zygotekern bildet bald 4 freie Kerne, welche sich nach der Basis des Eies begeben, wo sie sich simultan teilen. Nachdem in dieser Weise 8 freie Kerne entstanden sind, tritt Zellwandbildung ein. Die Uebereinstimmung mit *Picea* ist also so groß, daß Abbildungen wohl überflüssig sind.

Der zweite Spermakern, der Schlauchkern und der Stielkern, welche im oberen Teile des Eies zurückgelassen wurden, teilen sich oder versuchen dies wenigstens zu tun, bevor sie verschwinden, die Teilungsfiguren sind aber nie normal.

Ein abnormaler Fall,

der nach MIYAKE als eine Doppelbefruchtung, d. h. als eine Befruchtung einer Enkelin des Zygotekernes betrachtet werden könnte, wurde einmal

beobachtet. Der Fall scheint mir wenig Interesse zu bieten, da es sich hier doch um etwas gänzlich anderes handelt als bei der Doppeltbefruchtung bei den *Phanerogamen.*

Das zweite Genus der *Sapineae* ist

Keteleeria.

Es wurde 1866 p. 449 in der Revue horticole vorgeschlagen, zur Benennung des Baumes, der damals als *Abies Fortunei* galt.

Dieser Baum wurde von FORTUNE in einem einzigen Exemplare in der Nähe eines Tempels im südöstlichen China entdeckt, und der Entdecker glaubte, der Baum möchte eingeführt sein, später jedoch fand MARIES diese Tanne häufig in den Gebirgen nördlich von Foo-Chow.

Sie wurde von FORTUNE 1846 in Europa eingeführt.

FORTUNE beschreibt

Keteleeria Fortunei CARR. (Fig. 160, 1—7)

als einen hohen Baum mit horizontal abstehenden Aesten, auf denen sich die jung purpurroten, später rotbraunen, aufrechten, in dichten Reihen stehenden Zapfen reizend ausnehmen. Die Krone älterer Bäume soll mit denen älterer Cedern Aehnlichkeit haben; jüngere Bäume haben weniger steife Aeste, und die jungen Zweige hängen selbst etwas über. Der Stamm ist mit dicker, rissiger, der der Korkeiche ähnlicher Rinde bedeckt.

MASTERS betrachtete sie zunächst als eine *Abies*, aber PIROTTA konnte die männlichen Blüten untersuchen, welche in doldenartigen Gruppen stehen (Fig. 160, 7), weshalb auch MASTERS das Genus *Keteleeria* für berechtigt hält. Ganz abweichend ist auch die Keimung, indem *Keteleeria,* statt polykotyl zu sein, dikotyl ist, mit linealischen Kotyledonen. Das macht ihre systematische Stellung recht unsicher.

In England und Mitteleuropa scheint die Pflanze nicht zu gedeihen. Das größte und schönste in Europa befindliche Exemplar dürfte das in dem Garten der Gebrüder Rorelli in Pallanza am Lago Maggiore sein, das jetzt eine schöne kegelförmige Pyramide von über 18 m Höhe bildet, mit ziemlich dichten und quirlständigen, horizontalen Aesten und ebenfalls schon dicker, korkiger Rinde des Stammes. Schon 1894 reiften dort Samen; es wäre sehr zu wünschen, daß die x-Generation untersucht würde.

Außer *Keteleeria Fortunei* wurden noch beschrieben: *K. Evelyniana* MAST. aus Yunnan, *K. Fabri* MAST. aus Szechuen; *K. Davidiana* aus dem nördlichen Szechuen, die in Kew wachsen soll; *K. sacra* aus Shensi; *K. formosana* HAYATA aus Formosa, also sämtlich, mit Ausnahme dieser letzteren japanischen Art, aus China.

Das letzte Genus der *Sapineae* ist

Pseudotsuga,

ein Genus, das für die Douglastanne 1867 von CARRIÈRE (Traité général des Conifères, éd. 2, p. 256) aufgestellt wurde.

Das Genus ist mit *Abies* und *Picea* verwandt, zeigt aber Eigenschaften von beiden. So hat es Kegel mit Brakteen, wie die von *Abies* (Fig. 160, 9), welche aber hängen wie die von *Picea,* und deren Samenschuppen nicht wie bei *Abies* abfallen, sondern wie bei *Picea* persistieren.

Eigentümlich ist das Fehlen der Luftsäcke beim Pollen. Auch ist das Vorkommen von Spiraltracheiden im Holze höchst auffallend, da diese sonst nur bei *Taxus* und *Torreya* vorkommen.

Die bekannteste Art ist

Pseudotsuga Douglasii,

die in Nordwestamerika von Vancouver bis Südkalifornien vorkommt, sich nach dem Innern bis zu den westlichen Abhängen der Rocky Mountains fortsetzt und von der Ebene bis 10000 Fuß in den Bergen Kolorados heransteigt.

Es ist ein riesiger, 60 bis über 100 m hoher und 2,5 bis über 4 m im Durchmesser haltender Baum.

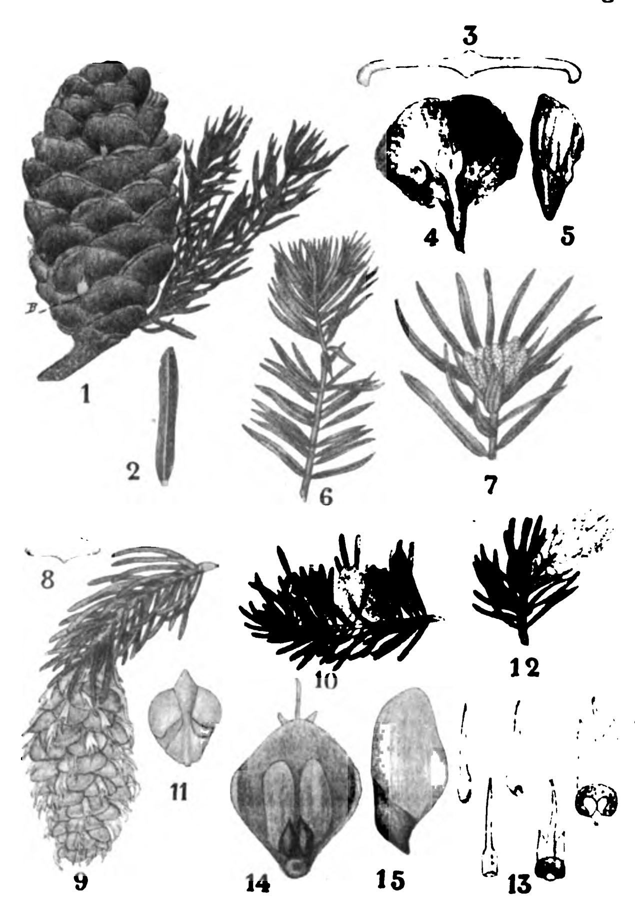


Fig. 160. Nach BEISSNER. 1—7 Keteleeria Fortunei. 8—15 Pseudotsuga Douglasi CARR. 1 Zweig mit Zapfen, die Brakteen sehr klein, nur hie und da, z. B. bei B sichtbar, der dünne hervorragende Rand über den Samenschuppen gehört den Samenflügeln. 2 Nadel. 3 Querschnitt derselben. 4 Braktee und Samenschuppe von außen. 5 Samen. 6 Vegetativer Zweig. 7 Zweig mit ♂ Infloreszenz. 8 Blattquerschnitt. 9 Zweig mit Zapfen. 10 Zweig mit ♂ Blüten. 11 Mikrosporophyll. 12 ♀ Infloreszenz. 13 Uebergänge der Blätter in die „Fruchtblätter“ an der Basis der weiblichen „Blüte“. 14 Samenschuppe mit Samen von innen, über die Samenschuppe ragt die Spitze der Braktee hervor. 15 Samen.

Schöne fruchtende Exemplare im „Haagsche Bosch“ beim Haag in Holland.

Die x-Generationen

wurden von LAWSON untersucht (The Gametophytes and Embryo of Pseudotsuga Douglasii, Ann. of Bot. XXIII, 1909, p. 164). Das Material wurde in Santa Clara County, Kalifornien gesammelt.

Die ♂ x-Generation.

Bestäubung findet im April oder Mai statt und dauert 2 oder 3 Wochen. Zur Zeit des Stäubens ist die Mikrospore rund und im

Gegensatz zu den anderen *Abietineen* ohne Luftsäcke, trotzdem sind 2 sterile Prothalliumzellen wie bei den übrigen *Abietineen* vorhanden (Fig. 161, 1), was gegen Miss ROBERTSONS Meinung spricht, es seien diese nur dadurch bei den *Abietineen* erhalten geblieben, weil diese durch ihre Luftsäcke die Gewichtserniedrigung, welche mit deren Schwinden zusammengehe, entbehren könnten. Die reife Mikrospore enthält somit 4 Zellen, nämlich die Reste der desorganisierten vegetativen Prothalliumzellen und die generative und Pollenschlauchzelle.

Ganz eigentümlich ist die Form der Mikropyle (Fig. 161, 3). Kurze Zeit nach der Bestäubung hat der Nucellus die Form einer kleinen Pro-

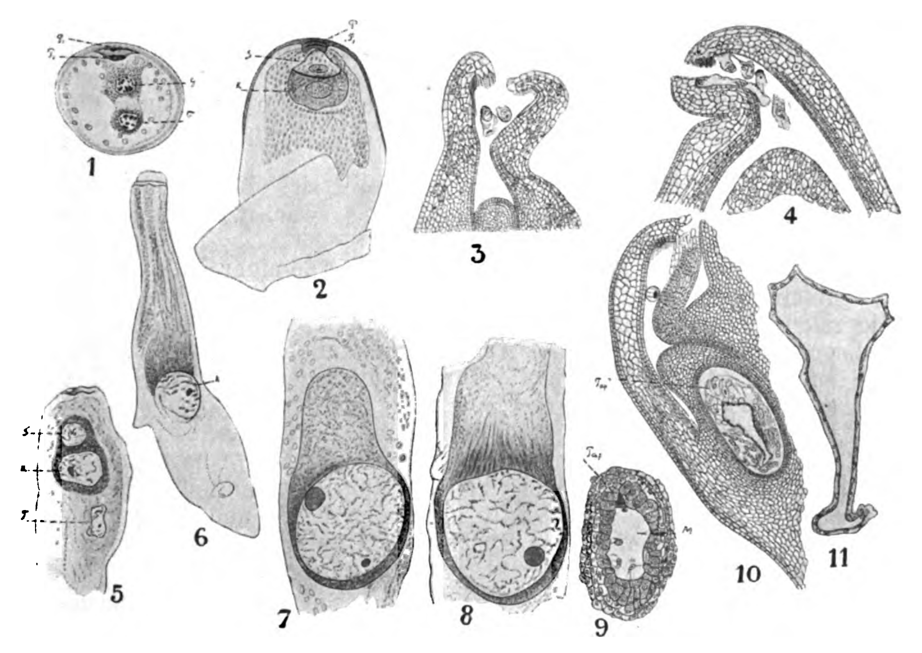


Fig. 161. Pseudotsuga Douglasii, nach LAWSON. P_1 P_2 Prothalliumzellen. G Generative Zelle. T Schlauchkern. S Stielzelle resp. deren Nucleus. K Körperzelle. Tap. Tapetum. M Makrospore. 1 Die Mikrospore vor dem Ausstreuen. 2 Die generative Zelle geteilt. 3 Oberer Teil eines Ovulums im Längsschnitt, den oberen erweiterten Teil der Mikropyle mit „stigmatischer" Oberfläche zeigend, in welcher 2 Mikrosporen keimen. 4 Dasselbe in einem älteren Stadium, zahlreiche Pollenschläuche wachsen von dem „stigmatischen" Teil der Mikropyle dem Nucellus entgegen. 5—6 Pollenschläuche. 7 Die Körperzelle, wie sie aussieht, wenn sie in der Nähe der Pollenschlauchspitze angelangt ist. 8 Der Kern der Körperzelle bereitet sich auf die Teilung vor. 9 Schon gekeimte Makrospore mit Tapetum. 10 Längsschnitt eines Ovulums mit gekeimter Makrospore und degenerierendem Tapetum. 11 Die gekeimte Makrospore der Fig. 10 stärker vergrößert.

tuberanz mit vollkommen runder Spitze. Das Integument ragt eine ganze Strecke über den Nucellus hervor. Gerade oberhalb der Spitze des Nucellus biegt sich das Integument nach innen (Fig. 161, 3), so daß es den mikropylären Kanal zum Teil schließt oder verengt, um sich dann wieder scharf nach außen zu biegen. Es entsteht dadurch ein bestimmtes Gebilde etwa halbwegs zwischen der Spitze des Nucellus und dem Mund der Mikropyle. Das Resultat ist, daß der mikropyläre Kanal nicht ein einfacher gerader Kanal ist, sondern aus zwei Kammern besteht, von denen eine sich unmittelbar oberhalb der Spitze des

Nucellus befindet, während die andere ganz nahe der Mündung der Mikropyle liegt.

Die Einbiegung des Integumentes, welche zur Bildung dieser beiden Kammern führt, ist viel stärker an der der Samenschuppe zugekehrten, als an der von dieser abgewendeten Seite (Fig. 161, 4).

Das Integument ist aber noch weiter modifiziert, indem es sich an der Mündung nach innen biegt und auf der Innenseite dieser Einbiegung haarähnliche Protuberanzen bildet, welche jedoch keine Haare, sondern nur Vorwölbungen der Epidermiswände sind.

Diese fungieren genau so wie die Stigmapapille der *Angiospermen*, indem sie den Pollen auffangen.

Im Gegensatz zu allen anderen *Coniferen* erreichen dann auch bei *Pseudotsuga* die Pollenkörner nicht die Spitze des Nucellus, sondern nur die obere Integumentkammer, wo sie keimen und ihre Pollenschläuche durch den engen Mikropylekanal herunterwachsen lassen (Fig. 161, 4).

Sobald der Pollenschlauch erscheint, teilt sich die generative Zelle in Körper- und Stielzelle (Fig. 161, 2), und zwar, wie bei *Abietineen* üblich, der Quere nach.

Die Spitze des Nucellus desorganisiert in einiger Entfernung vor den hineinwachsenden Pollenschläuchen, letztere haben also keinen Widerstand zu überwinden, indem sie kein festes Gewebe zu durchwachsen haben, bevor sie die Archegonienkammern erreichen. In der Zeit der Befruchtung ist der Nucellus gänzlich zerstört, während er bei anderen *Coniferen* persistiert. Wie bei anderen *Abietineen* sind die Archegonien so angeordnet, daß ihre Halsteile durch steriles Prothalliumgewebe voneinander getrennt sind, und jedes Archegon hat seine eigene Archegonkammer. Ein Pollenschlauch kann also nur e i n Archegon befruchten. Die Körperzelle teilt nur ihren Kern, und zwar ungleich, es werden also zwei ungleiche Spermakerne gebildet. Der ganze Inhalt des Pollenschlauches wird in das Archegon entleert.

Die Endospermbildung ist normal, um die Makrospore herum ist zunächst eine einschichtige Schicht sporogenartiger Zellen vorhanden, welche bald mehrere Schichten dick und locker und schwammartig wird. Dieses Gewebe wird von Lawson als ein zu Tapetumdiensten umgebildetes sporogenes Gewebe angesehen. Die Makrosporenwand, welche sehr früh sichtbar ist, ist zunächst sehr dünn, verdickt sich aber mit dem Wachstum des Prothalliums.

Der Umstand, daß sich hier die Mikrosporenwand nachträglich verdickt, warnt zur Vorsicht, bevor man mit Thomson (The megasporemembrane of the Gymnosperms, Univ. of Toronto Biol. Series, 1905, p. 64, pl. 5, mir leider nur in Referat Bot. Centralbl. 1905, II, p. 402 zugänglich) annimmt, daß Formen mit am besten entwickelter Makrosporenwand die primitivsten sind, weil sie diese Wand in einem Zustande besitzen, welche dem am nächsten steht, den die Makrosporen hatten zu einer Zeit, als sie noch von der 2x-Generation abgeworfen wurden. Er schließt, daß die *Abietineae* die älteste Gruppe der *Coniferen* darstellen, die *Taxeae* die jüngste, während *Taxodineae* und *Podocarpeae* zusammengestellte Gruppen sind, von denen einige Formen ebenso alt oder sogar älter sind als die *Abietineae*, während andere sehr jungen Datums sind, und daß die *Cupressineae* eine etwas intermediäre Stellung in der phylogenetischen Reihe einnehmen.

Wenn das Prothallium reif ist, umgibt die Makrosporenwand es ganz mit Ausnahme der Archegonienregion. In dieser Region fehlt sie ganz, und *Pseudotsuga* ist auch in dieser Hinsicht von *Tsuga* sehr verschieden.

Die Archegonien enthalten eine richtige Bauchkanalzelle, welche bis zur Zeit der Befruchtung persistiert.

Die Fusion der Sexualkerne findet in der Mitte des Archegons statt, vermutlich funktioniert auch hier der größere der beiden männlichen Kerne. Der weibliche Kern ist viele Male größer als der männliche.

Nachdem aus dem Zygotekern 4 Kerne entstanden sind, begeben sich diese nach der Basis des Archegons, wo der Embryo in der üblichen Weise gebildet wird.

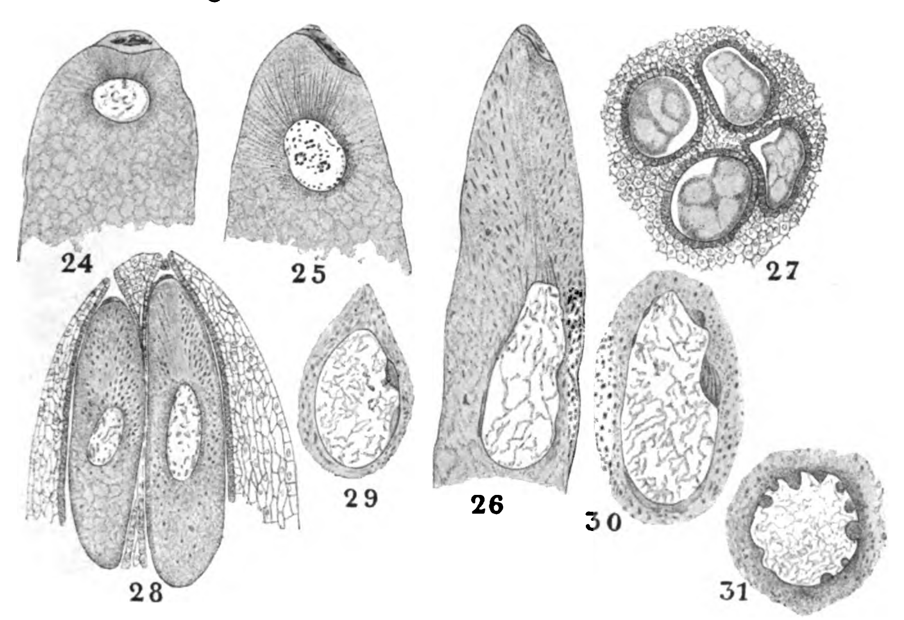


Fig. 162. Pseudotsuga, nach Lawson. 24 Archegonspitze mit degenerierender Bauchkanalzelle. 25 Der Bauchkanalkern weiter degenerierend. 26 Der Eikern stark vergrößert und sich nach dem Zentrum des Eies begebend, seine Bewegungsspur deutlich sichtbar. 27 Querschnitt eines Prothalliums mit 4 Archegonien, welcher zeigt, daß jedes Archegon seine eigene Hülle hat und überdies meistens noch von seinen Nachbarn durch steriles Prothalliumgewebe getrennt ist. 28 Längsschnitt eines reifen Prothalliums mit zwei Archegionen kurz vor der Befruchtung. 29 Längsschnitt des Eikernes, bald nach der Bildung der Bauchkanalzelle. An dem Kerne Anhäufungen mehrerer Massen dichten Plasmas. 30 Aelteres Stadium. 31 Querschnitt des Eikernes, die zahlreichen dichten Plasmamassen zeigend, zwischen welchen die Kernmembran sich vorwölbt.

Wir wollen jetzt zur Besprechung der

Lariceae

schreiten, von denen wir zunächst das Genus

Cedrus Lk.

besprechen wollen.

Die Cedern, wenigstens die Art, welche den Libanon bewohnt, sind von altersher unterschieden worden, im botanischen Sinne wurde das Genus aber erst 1841 von Link aufgestellt.

Die Gattung wird von BEISSNER wie folgt charakterisiert:

Blüten einhäusig, männliche endständig an seitlichen kurzen Zweiglein, zwischen gebüschelten, sternförmig abstehenden Blättern fast sitzend, von schuppenförmigen, eng-dachziegeligen Brakteen dicht umgeben. Staubfadensäule 3 bis $5^1/_2$ cm lang, zylindrisch, zwischen Brakteen sitzend. Antheren sehr zahlreich, zuerst sehr dicht, bald lockerer, spiralig dichtstehend, vielreihig an einer Achse, festsitzend, Fächer zwei, länglich-lineal, eng angewachsen, nach außen der Länge nach aufspringend, durch das Mittelband über die Fächer hinaus in ein schuppenförmiges, eirundes eingebogenes, öfter am Rande gezähneltes Anhängsel verlängert. Weibliche Blüten walzlich, an kurzen Zweigen zwischen

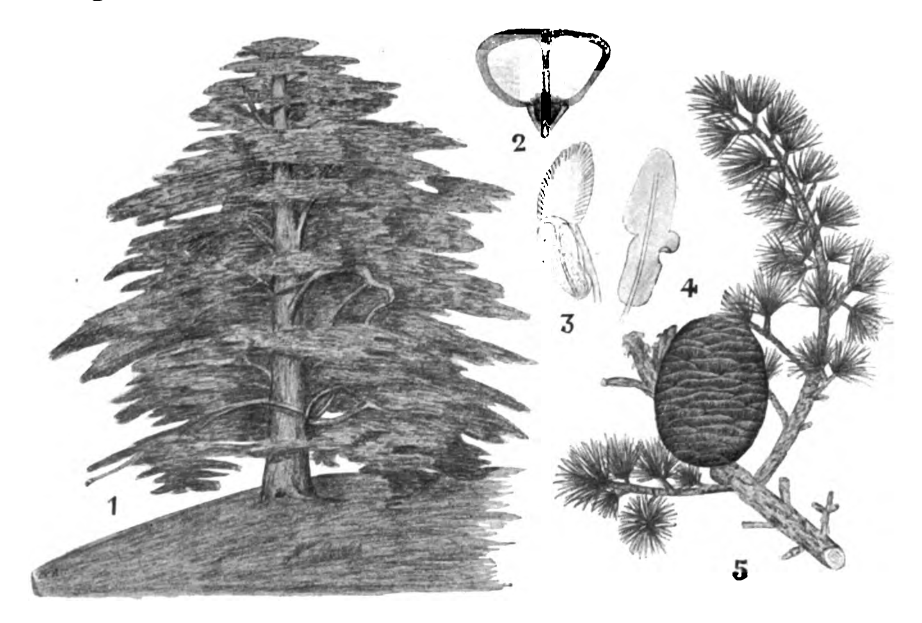


Fig. 163. 1 Cedrus atlantica MANETTI, Habitusbild, nach BAILLON. 2—5 Cedrus Deodora LOUD., nach EICHLER. 2 Samenschuppe mit den Samen von innen. 3, 4 Mikrosporophylle schräg vom Rücken und von oben. 5 Zweig mit Kegel und ♂ Blüten.

Blättern stehend. Schuppen deutlich doppelt, spiralig, vielreihig, sehr dicht angedrückt-dachziegelig, fast bis zur Basis gesondert. Braktee klein, eng verwachsen, eingeschlossen. Samenschuppe schon während der Blüte viel größer als die Schuppe, an der Spitze gerundet, mit dünnem Rande. Eichen zwei, nahe der Basis der Samenschuppe, mit dieser zusammenhängend und umgewandelt. Zapfen 8—10 cm lang, eirund, mit unveränderten Brakteen. Schuppen durch die Samenschuppe sehr vergrößert, steif, wenig verdickt, erhärtet, sehr eng, dachziegelig, an der Basis einwärts gebogen, lange bleibend, mit den reifen Samen erst abfallend. Samen wie bei der Kiefer, hinter jeder Schuppe zwei, falsch-flügelfruchtartig, Haut dünn, trockenhäutig, durchsichtig, breit-schief-eiförmig, von der inneren Lage der Schuppe getrennt, erst kaum vom Flügel gelöst, eirund-länglich-dreieckig, zusammengedrückt. Schale dünn, krustenartig. In 2—3 Jahren reifend. Kotyledonen 8—10.

Hohe immergrüne Bäume, Zweiglein aus dachziegelig-schuppigen Knospen entwickelt, die Langtriebe dünn, entfernt stehende, spiralig angeheftete Blätter tragend, die blütentragenden Kurztriebe dick, kurz, an den Jahrestrieben eine äußere Reihe dachziegeliger Schuppen und eine innere mit einem dichten, fast zu einem Quirl zusammengedrängten Blätterbüschel tragend.

Diese Blätterbüschel bilden zusammen den prachtvollsten Lichtfilter, den man sich denken kann, wie man sofort sieht, wenn man, unter den schirmförmigen Kronen einer Ceder stehend, hinauf sieht.

Die Blätter selbst nadelförmig, fast vierkantig, steif, nahe der Basis gegliedert, mit unterhalb der Gliederung nach dem Blätterabfall lange bleibenden, keulenförmig abstehenden, lang herablaufenden Blattkissen.

Es gibt 3 Arten: *Cedrus Libani* Barr. aus dem Libanon und in den benachbarten Gebieten, jedoch auch in Algier auf dem Berge Tongour mit *C. atlantica* vorkommend, *C. atlantica* Man. auf dem Atlasgebirge, wo die Art, wie ich selber sah, in etwa 1000—1100 m Höhe dichte prachtvolle Wälder bildet. Wenn es jetzt auch über 20 Jahre her ist, erinnere ich mich noch recht gut, wie mein Freund Goethart und ich morgens aus den blühenden Orangegärten von Blidah hinausreitend, uns einige Stunden später von blühenden Mandelbäumen umgeben sahen und schließlich den prachtvollen Cedernwald erreichten; *Cedrus Deodora* Loud. aus dem Nordwest-Himalaya auf den Gebirgen Afghanistans und Beludschistans. Sie wächst gesellig und bildet ausgedehnte Wälder, entweder allein oder gemeinsam mit *Pinus excelsa* und *Picea Morinda*, weniger häufig mit *Abies Webbiana* und *Quercus incana*, *Qu. dilatata* und *semecarpifolia*, auch Cypresse, Birke, *Taxus* und *Pinus Gerardiana* wachsen gemeinsam mit ihr.

Alle 3 Arten sind in prachtvollen Exemplaren in Kew vorhanden, und es ist gewiß sonderbar, daß bis jetzt die x-Generation noch nicht untersucht wurde.

Auch vom Genus

Pseudolarix

kennen wir die x-Generation noch nicht.

Das Genus wurde 1848 von Gordon in seinem Pinetum aufgestellt.

Beissner charakterisiert es folgendermaßen:

Blüten einhäusig, männliche in Dolden an den Spitzen kurzer laubblattloser Sprosse, von dünnen, braunen Schuppen umgeben. ♂ Blüte, auf gebogenem Stiele hängend, eirund-länglich, 2 cm lang, gelblich-grün. Die unteren Antheren sind fast kugelig, beinahe sitzend, die oberen sind in ein langes, öfter lanzettliches und an der Spitze dreilappiges Anhängsel ausgezogen. Weibliche Kegel eirund, an kurzen beblätterten Zweigen. Zapfen an kurzen Stielen hängend, einzeln, eirundlänglich, Schuppen locker-dachziegelig, groß, dick und spitz, abfallend, Braktee der Basis angewachsen. Samen unter jeder Schuppe zwei, verkehrt-eirund, mit halbeirundem, länglichem, stumpfem, bräunlichem Flügel. Kotyledonen 5—6.

Es ist nur eine Art, die Goldlärche, *Pseudolarix Kaempferi* Gord., aus China bekannt. Es ist ein hoher Baum mit abfallenden, weichen, flachen, sitzenden Blättern. Zweige aus schuppig-dachziegeligen Knospen entwickelt, entweder Kurztriebe mit bündelständigen Blättern, oder die oberen Längstriebe; dünn, mit zerstreuten abstehenden Blättern besetzt,

die auf dem Zweige angedrückten weit herablaufenden Blattkissen stehen. Das schönste Exemplar in Europa dürfte das Prachtexemplar im Garten des Gebrüder Rorelli in Pallanza sein. Vergangenes Jahr fruchtete die Pflanze in Kew.

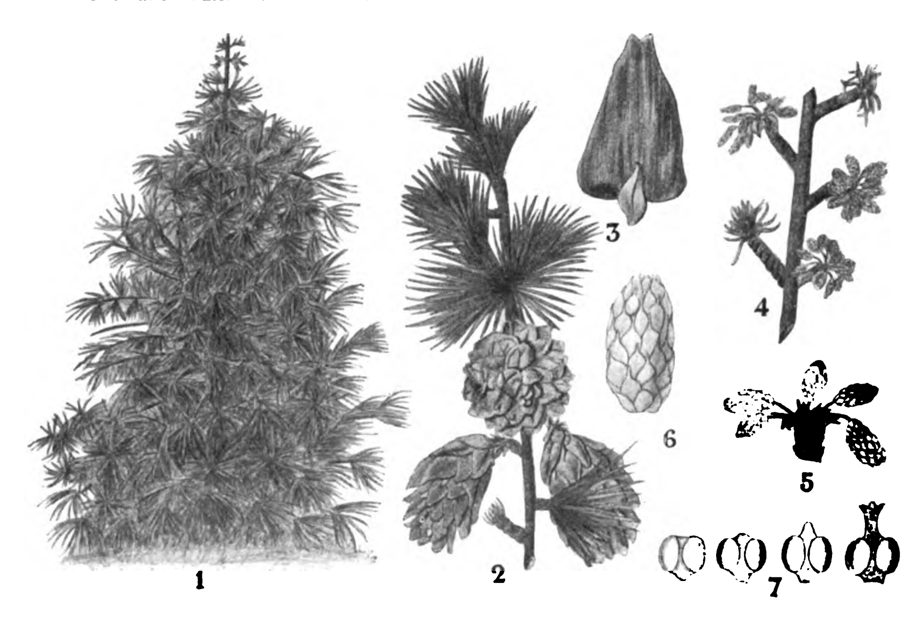


Fig. 164. **Pseudolarix Kaempferi** Gord., nach Beissner. 1 Habitus. 2 Zweig mit Zapfen. 3 Samenschuppe mit der kleinen Braktee von außen. 4 Zweig mit ♂ Blüten. 5 Männliche Infloreszenz. 6 ♂ Blüte. 7 Mikrosporophylle.

Das letzte Genus der *Lariceae* ist

Larix.

Die Lärchen wurden schon von den Alten unterschieden, von den Botanikern jedoch zunächst unter *Pinus* oder *Abies* untergebracht, die Gattung ist erst 1700 von Tournefort aufgestellt. Ihre Aehnlichkeit mit *Cedrus* ist auffällig, die Blätter sind jedoch abfallend, die Bäume also nur sommergrün, die männlichen Blüten sitzen auf den Sprossen des vorigen Jahres, die Brakteen länger und auffallender in der Jugend. Die Mikrosporophylle haben ein scharf zugespitztes Ende, und die Mikrosporangien öffnen sich der Länge nach. Die Pollenzellen sind kugelig und haben ebensowenig wie die von *Cedrus* Luftsäcke.

Die ♀ Kegel sind zunächst horizontal, biegen sich aber aufwärts; die Schuppen entspringen der Kegelachse unter einem rechten Winkel, biegen sich aber ebenfalls aufwärts. Im jungen Zustande ist die Samenschuppe gestielt und ganz frei. Die Zahl der Kotyledonen beträgt 2.

Es gibt eine Anzahl Arten:

A. Brakteen länger als die Schuppen, diesen fest anliegend. Schuppen zahlreich.

Larix occidentalis Nutt. aus dem nordwestlichen Nordamerika (Fig. 165, 1); *L. Lyallii* Parl. aus dem westlichen Nordamerika; *L. chinensis* Beissn. aus China.

B. Brakteen über die Schuppen zurückgeschlagen.
L. Griffithii H. f. et T. aus dem Himalaya (Fig. 165, 2—4).

C. Brakteen kürzer als die Schuppen, aber sichtbar.
L. Potanini BATALIN aus China.

D. Wie C, aber Brakteen nicht sichtbar, Schuppen am Rande zurückgeschlagen.
L. leptolepis GORD. aus Japan (Fig. 165, 5).

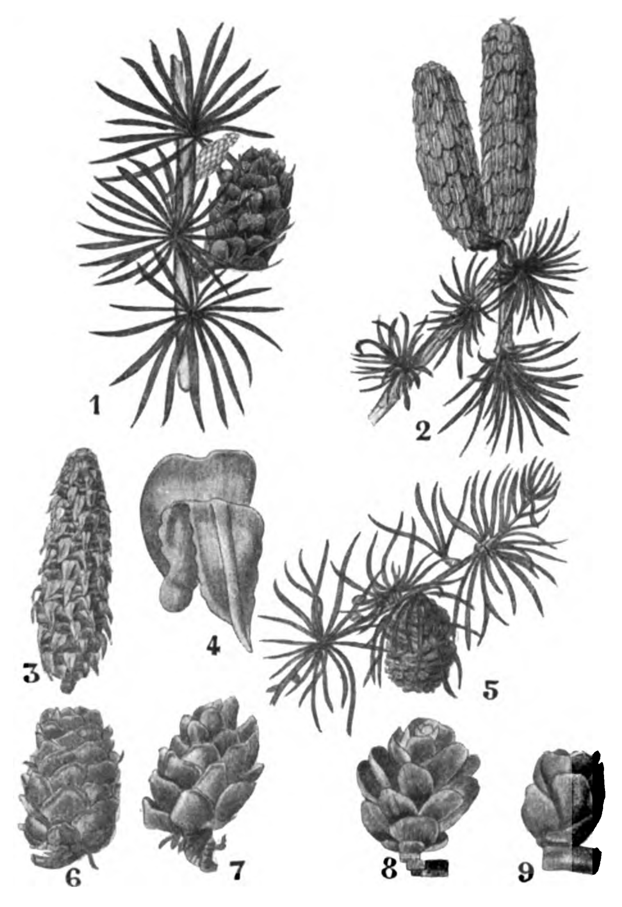


Fig. 165. Verschiedene Larix-Arten, nach BEISSNER. 1 Larix occidentalis NUTT. 2—4 L. Griffithii HOOK. 2 Zweig mit jungen Zapfen. 3 Reifer Zapfen. 4 Samenschuppe mit Braktee. 5 L. leptolepis GORD. 6 L. europaea D.C. 7. L. sibirica LED. 8 L. dahurica TURCZ. 9 L. americana MCHX.

E. Schuppen gerade, fest anliegend.
L. europaea D.C. (Fig. 165, 6) aus den Alpen Mitteleuropas, den Karpathen etc.; *L. sibirica* LEDEB. aus Sibirien (Fig. 165, 7); *L. Principis Rupprechtii* MAYR aus Nordchina.

F. Zapfen klein, armschuppig, Schuppen muschelförmig, klaffend.
L. dahurica TURCZ. aus dem Amurgebiete (Fig. 165, 8); *L. kurilensis* MAYR aus Japan; *L. Cajanderi* MAYR aus Ostsibirien; *L. americana* MCHX. aus Nordamerika (Fig. 165, 9).

Die gewöhnliche Lärche (Fig. 166) kommt zu einer im Flachlande ungeahnten Entwickelung im Hochgebirge; prachtvolle Riesen sah ich auf dem Wege von Saint Martin Lantosque nach dem Mont Fenêtre in den Alpes Maritimes.

Neuere Untersuchungen über die x-Generation liegen ebensowenig wie bei den übrigen *Lariceen* vor.

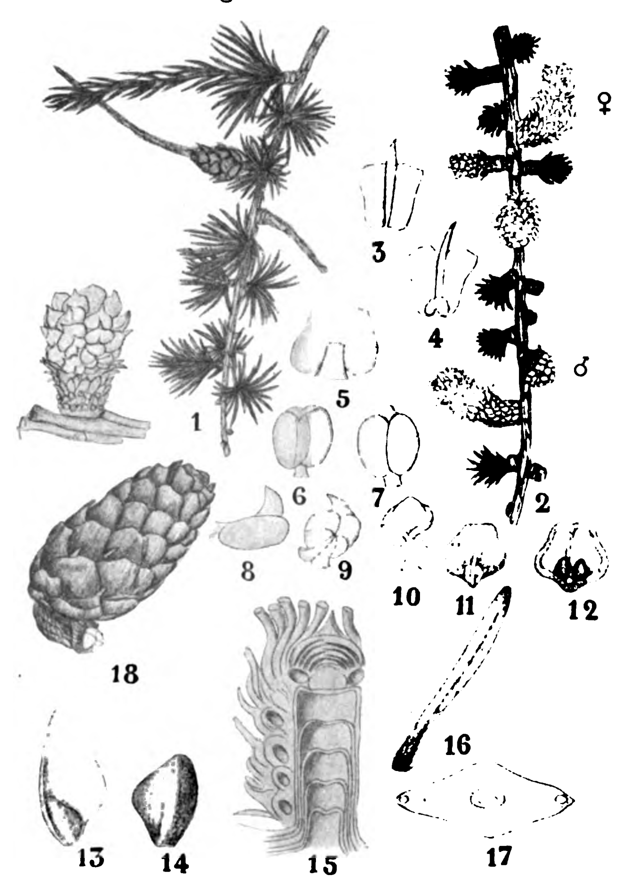


Fig. 166. **Larix europaea** D.C., nach WILLKOMM. 1 Zweig mit einem Langtriebe (oben) und mehreren Kurztrieben, sowie mit einem durchwachsenen Zapfen. 2 Zweig mit ♂ und ♀ „Blüten". 3, 4 Samenschuppe und Braktee von außen und innen. 5—10 Mikrosporophylle geschlossen und geöffnet. 11, 12 Reife Samenschuppen und Braktee von außen und innen. 13 Same mit, 14 ohne Flügel. 15 Längsschnitt eines Kurztriebes. 16 Nadel. 17 Querschnitt desselben. 18 Reifer Kegel.

Die letzte Gruppe der *Coniferen*, die

Pineae

enthalten nur ein, allerdings sehr großes Genus.

Pinus L. Kiefer.

BEISSNER charakterisiert das Genus kurz in folgender Weise: Erstlingsblätter sehr klein, schuppenförmig, trockenhäutig, zerstreut, Blätter der Jugendform kurz, flach, lang-zugespitzt, blaugrün; die zweiter Ordnung ziemlich lang oder lang-nadelförmig, dreikantig bis halbrund, seltener stielrund, zu 2—5 (ausnahmsweise 1—7) gebüschelt, in einer trockenhäutigen Scheide. Männliche Blüten fast ährenförmig am Grunde des jungen Triebes, durch das Konnektiv der Antheren oft in ein schuppenförmiges Anhängsel verlängert. Zapfenschuppen bleibend, mit genabeter Endfläche. Immergrüne, einhäusige, harzreiche Bäume, seltener Sträucher, Samen im zweiten Jahre reifend.

Arten gegen siebzig, über die außertropischen Regionen der nördlichen Halbkugel weit zerstreut, wenige in den Tropen im östlichen Asien, westlichen Indien und Zentralamerika verbreitet.

Die natürlichste Einteilung scheint jetzt die von MAYR und KOEHNE[1]) zu sein.

1) Nach BEISSNER.

Sektion I. **Haploxylon** KOEHNE.

Blätter mit einfachem Gefäßbündel im Zentralstrang. Scheiden ganz abfallend, selten anfangs nur in zurückgerollte Schuppen sich lösend und erst später bis auf einen kleinen Rest abfallend.

1. Subsektion *Cembra* PARL. (*Strobus* und *Cembra* SPACH., *Strobus* ENGELM.). Endfläche der Fruchtschuppen nicht gewölbt, mit endständigem Nabel. Blätter zu 5, ihre Scheiden ganz abfallend. Staubbeutel mit Endknopf, kurzem Zahn oder unvollständigem Kamm.
   1. Gruppe *Strobus* MAYR. Zapfen lang, hängend, dünnschuppig. Samen flugfähig, der lange Flügel den Samen nur auf einer Seite bedeckend und fest mit ihm verwachsen. Harzgänge der Blätter an der Epidermis.

      Hierher: *P. excelsa* WALL., die Himalaya-Weymouthskiefer; *P. Peuce* GRIS. aus Mazedonien; *P. Strobus* L. aus dem östlichen Nordamerika (Fig. 167 A); *P. monticola* DOUGL. aus Kalifornien etc.; *P. Lambertiana* DOUGL. aus Kalifornien etc.; *P. ayacahuite* EHRENB. aus Mexiko; *P. strobiformis* ENGELM. aus Mexiko; *P. scipioniformis* MAST. aus China und *P. pentaphylla* MAYR aus Japan.
   2. Gruppe *Eucembra* KOEHNE (*Cembra* SPACH., MAYR). Zapfen meist kurz und dick, dickschuppig. Samen nicht flugfähig, groß. Flügel sehr kurz oder fehlend.

      Hierher: *P. parviflora* S. et Z. aus Japan; *P. pumila* RGL. aus Nordostsibirien; *P. flexilis* JAMES aus Kalifornien; *P. albicaulis* ENGELM. aus Kalifornien; *P. Cembra* L. aus den Alpen Mitteleuropas (Fig. 167 B); *P. koraiensis* S. et Z. aus Korea und Japan und *P. Armandii* FRANCK. aus China.
2. Subsektion *Paracembra* KOEHNE. Fruchtschuppen wie bei *Diploxylon*. Blätter zu 1—3 (selten bis 5), ihre Scheiden abfallend oder in zurückgerollten Schuppen sich lösend. Harzgänge stets an der Epidermis. Staubbeutel wie bei *Cembra* oder wie bei *Diploxylon*.
   1. Gruppe *Balfouria* MAYR (*Balfourianae* ENGELM.). Blätter zu 5, ihre Scheiden abfallend. Zapfen walzig. Samen flugfähig, auf einer Seite mit dem Flügel fest verwachsen.

      Hierher: *P. balfouriana* MURRAY aus Kalifornien; *P. aristata* ENGELM. aus Kolorado etc. (Fig. 167 C).
   2. Gruppe *Parrya* MAYR (*cembroides* und *Gerardianae* ENGELM.). Blätter zu 1—3 (bis 5). Zapfen kurz und dick. Samen nicht flugfähig.

      Hierher: *P. Gerardiana* WALL. aus dem Himalaya (Fig. 167 D); *P. Bungeana* ZUCC. aus China (Fig. 167 E); *P. Parryana* ENGELM. aus Kalifornien (Fig. 167 F); *P. edulis* ENGELM. aus Neumexiko und Arizona (Fig. 167 G); *P. cembroides* ZUCC. aus Arizona und Neumexiko (Fig. 167 K); *P. monophylla* TORR. et FREMONT aus Kalifornien.

Sektion II. **Diploxylon** KOEHNE.

Blätter mit doppeltem Gefäßbündel, stets fein gesägt, rauh; Scheiden als fest geschlossene, höchstens an der Spitze zerschlissene Röhren bleibend (ausgen. *P. chihuahuana*) Endfläche der Fruchtschuppe gewölbt bis pyramidal, mit dem Nabel auf der Mitte, dieser oft mit Spitze. Staubbeutel (ausgen. *P. silvestris*) mit halbkreis- bis kreisförmigem Kamm.

A. Blätter zu 5 (jedoch in der Jugend zuweilen nur zu 3).

3. Subsektion *Pseudostrobus* MAYR (*Pseudostrobus* und *Euaustrales* pr. p. bei ENGELMANN). Harzgänge der Blätter stets (?) im Parenchym oder an Gefäßbündel. Zapfen mittelgroß, kegelförmig. Samen flugfähig (ausgen. *P. torreyana*), vom Flügel zangenförmig eingefaßt.
Hierher: *P. torreyana* PARR. aus Kalifornien und *P. arizonica* ENGELM. aus Arizona (Fig. 167 L).

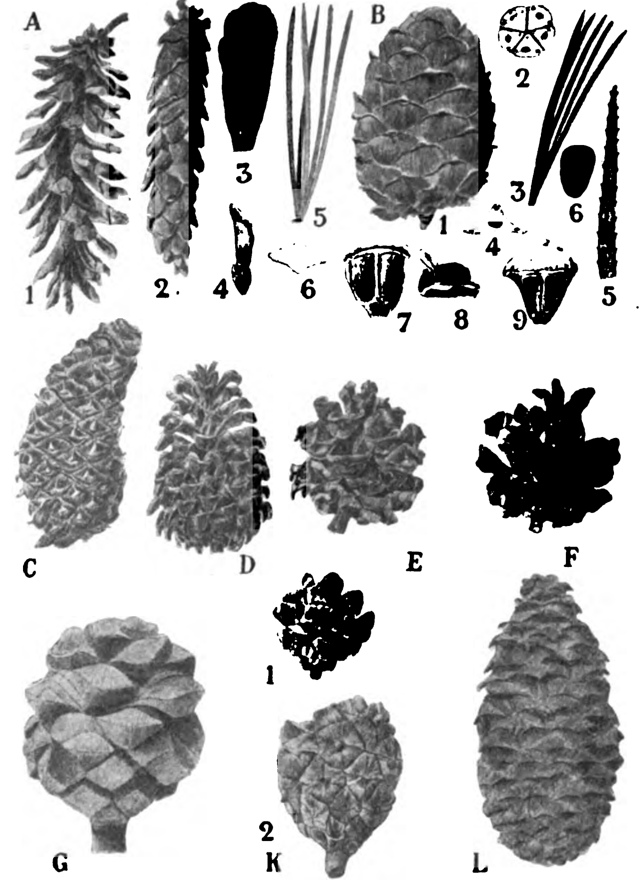


Fig. 167. A—K Pinus-Arten der Sektion Haploxylon. Die Fig. L aus der Sektion Diploxylon. A, B nach BEISSNER. A Pinus Strobus. 1 Aufgesprungener Zapfen. 2 Geschlossener Zapfen. 3 Zapfenschuppe. 4 Same. 5 Blätterbüschel. 6 Blattquerschnitt. B Pinus Cembra L. 1 Reifer Zapfen. 2 Querschnitt durch einen Blattbüschel. 3 Blattbüschel. 4 Querschnitt durch ein ausgewachsenes Blatt. 5 Blattspitze. 6 Samen. 7, 8, 9 Kegelschuppen von verschiedenen Seiten. C—L nach der Natur. C Pinus aristata. D P. Gerardiana. E P. Bungeana. F P. Parryana. G P. edulis. K P. cembroides. L P. arizonica.

B. Blätter überwiegend zu 3—2.

a) Blätter zu 3 (daneben zuweilen zu 4 oder 5).

4. Subsektion *Taeda* MAYR (*Euponderosae, Eutadae, Euaustrales* pr. p., *Elliotiae* bei ENGELM.). Harzgänge der Blätter stets im Par-

enchym oder am Gefäßbündel. Zapfen oft sehr groß, meist aus Quirlknospen. Samen flugfähig (ausgen. *P. Sabiniana*), vom Flügel zangenförmig eingefaßt.

Hierher: *P. chihuahuana* ENGELM. aus Neumexiko; *P. insignis* DOUGL. aus Kalifornien; *P. tuberculata* GORD. aus Kalifornien; *P. taeda* L. aus Virginien und Florida; *P. rigida* MILL. (Fig. 168 A) aus Maine bis den Alleghanies, der Pitch-pine; *P. ponderosa* DOUGL. aus Kalifornien und Oregon (Fig. 168 B); *P. Jeffreyi* MURR. aus Kalifornien und Oregon; *P. Coulteri* DONN. aus Kalifornien; *P. Sabineana* DOUGL. aus Kalifornien etc.; *P. latifolia* SARGENT aus Arizona; *P. Engelmannii* CARR. aus Neumexiko.

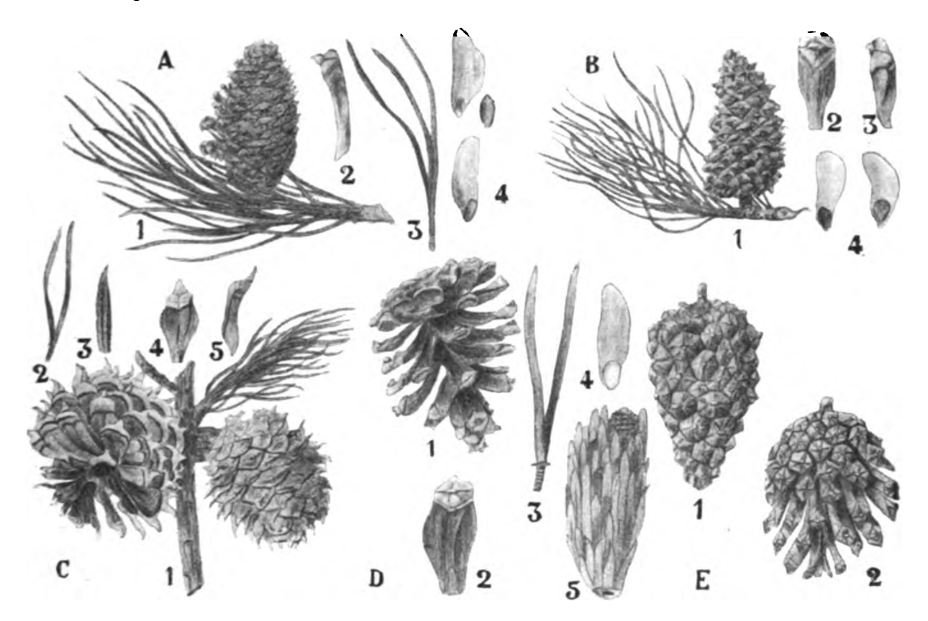


Fig. 168. Pinus-Arten der Sektion Diploxylon, nach BEISSNER. A Pinus rigida MILL. 1 Zweig mit Kegel. 2 Kegelschuppe von der Seite. 3 Blattbüschel. 4 Samen. B P. ponderosa DOUGL. 1 Zweig mit Zapfen. 2 Kegelschuppe von unten. 3 Idem von der Seite. 4 Samen. C Pinus pungens MCHX. 1 Zweig mit geschlossenem und aufgesprungenem Kegel. 2 Blattpaar. 3 Blattspitze. 4 Kegelschuppe von vorn. 5 Idem von der Seite. D Pinus Laricio. 1 Aufgesprungener Kegel. 2 Zapfenschuppe. 3 Blattpaar in der Scheide. 4 Samen. 5 Frischer Spitzentrieb mit ♀ „Blüte". E Pinus silvestris L. 1 Geschlossener, 2 aufgesprungener Kegel.

b) Blätter zu 2 (zuweilen in der Jugend zu 3).

5. Subsektion *Murraya* MAYR. (*Lariciones*, *Pungentes* und *Mites* ENGELM.). Harzgänge der Blätter im Parenchym. Zapfen kegelförmig, meist aus Knospen am Längstrieb zwischen zwei Quirlen. Samen flugfähig, vom Flügel zangenförmig eingefaßt, aber auf einer Seite mehr als auf der anderen vom Flügel bedeckt.

Hierher: *P. inops* SOL. aus Nordamerika von New York bis Karolina; *P. mitis* MCHX. aus Nordamerika, weitverbreitet, z. B. New Jersey, Florida, Texas; *P. Banksiana* LAMB. aus Kanada etc.; *P. contorta* DOUGL. aus Alaska etc.; *P. muricata* DON. aus Kalifornien; *P. pungens* MCHX. (Fig. 168 C) aus Maryland, Pennsylvanien etc.; *P. leuco-*

dermis ANT. aus den Balkanländern; *P. laricio* POIR. (Fig. 168 D) aus Süd- und Osteuropa, sehr schöne große Waldungen auf Korsika; hierher die vielfach in unseren Dünen kultivierte var. *austriaca*; *P. Thunbergii* PARL. aus Japan; *P. Pinaster* SOL. vom Meeresufer der Mittelmeerländer.

6. Subsektion *Pinea* KOEHNE (*Eusilvestris, Pinea* und *Euhalepenses* von ENGELM.). Harzgänge an der Epidermis. Zapfen mittelgroß, kegelförmig, meist aus Quirlknospen. Samen flugfähig (ausgen. *P. Pinea*), vom Flügel zangenförmig eingefaßt.

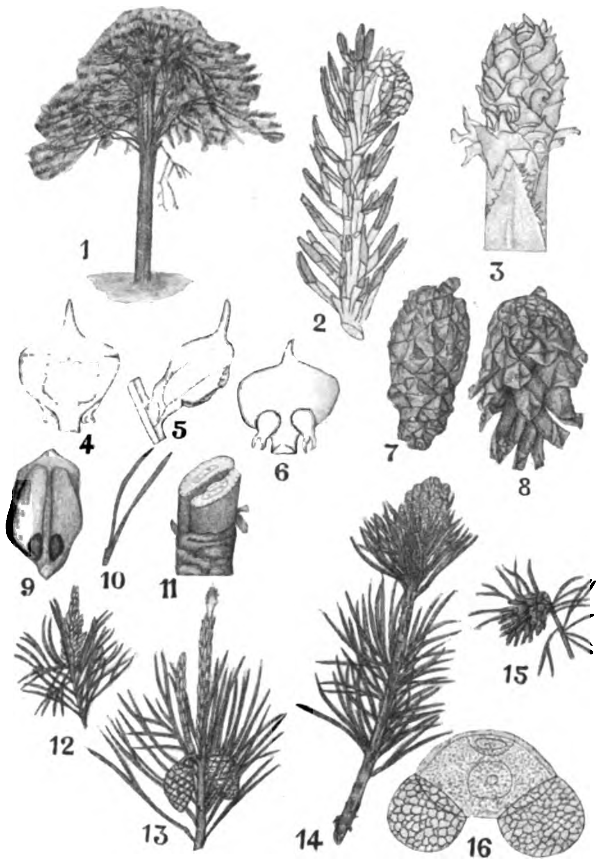


Fig. 169. Pinus silvestris. 1 Habitus, nach BEISSNER. 2 Zweig mit junger ♀ Infloreszenz, die Schuppen des Langtriebes, in deren Achseln die Kurztriebe stehen, zeigend. 3 Weibliche Infloreszenz (von Pinus nigra), nach WETTSTEIN. 4—9, 14 nach WILLKOMM. 10, 11 nach BEISSNER, übrige nach KARSTEN. 4 Samenschuppe und Braktee von außen, 5 von der Seite. 6 Samenschuppe von innen, die Ovula zeigend. 7 Geschlossener, 8 aufgesprungener Zapfen. 9 Samenschuppe mit Samen. 10 Blattbüschel. 11 Selbige quer durchschnitten. 12 Junger Jahrestrieb am Gipfel eines mit zahlreichen Kurztrieben (Nadelbüscheln) besetzten Langtriebes. Am Grunde des jungen Langtriebes viele ♂ Blüten je an Stelle eines Kurztriebes. 13 Junger Jahrestrieb mit ♀ aufgerichteter Infloreszenz am Ende des Langtriebes, zwei vorjährige, unreife, grüne Zapfen, umgebogen am Gipfel des vorjährigen Langtriebes. 14 Langtrieb mit vielen Kurztrieben (Nadelbüscheln), an der Spitze eben einen jungen Langtrieb bildend, an deren Basis, an Stelle von Kurztrieben, viele ♂ Blüten stehen. 15 Zweig mit aufgesprungenem Zapfen. 16 Pollenkorn.

Hierher: *P. resinosa* SOL. aus Kanada etc.; *P. halepensis* MILL. aus dem Mittelmeergebiete, das nördlichste mir bekannte Exemplar im botanischen Garten Glasnevin bei Dublin; *P. Pinea* L. aus dem Mittelmeergebiete; *P. silvestris* L. (Fig. 168 E) aus Europa, Kleinasien, bis an das Amurgebiet; *P. Henryi* MAST. aus China; *P. densiflora* S. et Z. aus Japan; *P. sinensis* LAMB. aus China und Formosa; *P. montana* MILL. aus Mitteleuropa, den Pyrenäen, Abruzzen etc.; mit sehr vielen Formen, welche sich zu den Gruppen *uncinata, Pumilio* und *mugus* bringen lassen.

Die erste moderne Arbeit über die

x-Generation der *Coniferen*

war die von **Margeret C. Ferguson**, The development of the Pollen-tube and the division of the generative Nucleus in certain species of Pines, Ann. of Bot. XV, 1901, p. 192 ff.

Die untersuchten Arten waren: *P. Strobus, P. austriaca, P. rigida, P. montana* var. *uncinata* und *P. resinosa.*

Sie konnte damals ihre historische Uebersicht mit den Worten anfangen „no one, in so far as I have been able to determine, has described the cytological features attending the formation of the sperm-nuclei in this group".

Bevor wir ihre Resultate mitteilen, dürfte die von ihr gegebene historische Uebersicht von Interesse sein.

Im Jahre 1862 beschreibt **Hofmeister** das Pollenkorn der *Abietineen* als einen Zellkomplex, den er abbildet; er sah die Depression der Nucellus-spitze bei *Pinus* zur Zeit der Bestäubung und verfolgte den Pollenschlauch bis in das Archegon. Auch sah er schon den Tüpfel in der Spitze des Pollenschlauches, welcher jedoch nach seinen Aussagen geschlossen blieb bis zur Bildung des Proembryos und dann in mechanischer Weise geöffnet wurde.

Die Arbeiten **Strasburgers** waren zahlreicher und vollständiger, als die von irgendeinem seiner Vorgänger, und es ist interessant zu sehen, wie seine Interpretierungen mit der Vervollkommnung der Technik Schritt halten.

1869 verfolgte er den Pollenschlauch bei *Pinus* und *Picea* bis in das Archegon und bestätigte die Anwesenheit eines Tüpfels in der Pollenschlauchspitze, sah aber keine Kerne im Pollenschlauch und bemerkt, daß, da die Sexualorgane sich hier berühren, Spermatozoen überflüssig seien und denn auch in der Tat fehlten.

Er fügte jedoch hinzu, daß deren Platz von granuliertem Protoplasma und Stärkekörnern eingenommen ist, welche denselben befruchtenden Reiz auf das Ei ausüben wie die Spermatozoen.

1872 entdeckte **Strasburger** zwei Zellen im Pollenschlauch mehrerer *Gymnospermen*, betrachtete solche Zellen aber als sehr selten bei den *Abietineen*, bei denen sie sich nur einmal nachweisen ließen.

Er meinte, daß die Spitze des Pollenschlauches geschlossen bliebe und die Befruchtungssubstanz hindurch diffundierte.

1878 beobachtete er 2 Kerne in dem Pollenschlauch von *Pinus* und *Picea* im Momente, wo der Pollenschlauch dem Archegon ganz nahe war. Er interpretierte, daß der vordere gelöst wurde und der hintere in das Ei eintrat und mit dessen Kern fusionierte.

1879 konstatierte er, daß der vordere der beiden Spermakerne der funktionierende ist.

Goroschonkin sah 1883 die beiden Spermakerne bei *Pinus Pumilio* in das Ei übertreten, und er glaubte, daß beide mit dessen Kern fusionierten.

Es blieb für **Belajeff** 1891 vorbehalten, die wahre Natur des Zellkomplexes im Pollenkorn der *Coniferen* aufzuklären. Er zeigte, daß bei *Taxus baccata* der große Kern des Pollenkorns der Schlauchkern ist, und daß die Spermakerne entstehen durch die Teilung einer der kleineren Zellen des Pollenkorns, indem sich diese in Stiel- und Körperzelle teilt, welche letztere, bevor sie sich weiter teilt, in den Pollen-

schlauch eintritt. STRASBURGER wies 1892 nach, daß diese Beobachtung von BELAJEFF an *Taxus* im allgemeinen für die *Coniferen* Gültigkeit hatte.

Er beschreibt das reife Pollenkorn von *Pinus silvestris*, fand, daß der Schlauchkern sofort nach der Keimung in den Pollenschlauch eintritt, und bemerkte, daß die zuletzt gebildete Prothalliumzelle bis zum folgenden Frühjahre an ihrer Bildungsstelle bleibt und sich dann in Stiel- und Körperzelle des Antheridiums teilt. Er sah auch, daß die untere Spermazelle die größere ist, und beschreibt beide Spermazellen als fast ganz ausgefüllt durch ihren Kern.

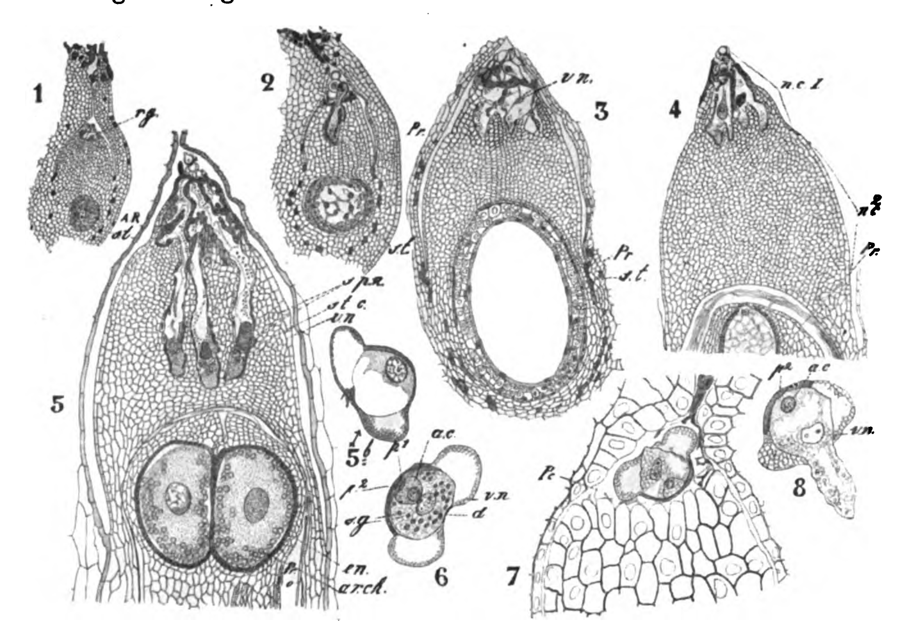


Fig. 170. Pinus Strobus, nach Miss FERGUSON. ac Generative Zelle. vn Schlauchkern. st.c Stielzelle. st.n Stielkern. gc Körperzelle. gn Kern der Körperzelle. sc Spermazelle. sn Spermanucleus. Pr Prothallium. st Schwammgewebe. arch. Archegon. s.g Stärkekörner. 1 Längsschnitt eines Ovulums einige Tage nach der Bestäubung. rg Pollen. 2 Längsschnitt eines Ovulums im Winter. 3 Im nächsten Frühjahr (26. Mai). 4 Idem 9. Juni. nc_1 der Teil des Nucellus, welcher im ersten Jahre entwickelt war. nc_2 der Teil, welcher im zweiten Jahre gebildet ist, also wie bei Torreya starkes basales Wachstum. 5 Kurz vor der Befruchtung, in der Körperzelle schon die beiden Spermakerne (Spr) vorhanden. 5b Ein rückständiges Pollenkorn von der Nucellarspitze der Fig. 5 mit noch ungeteilter generativer Zelle. 6 Reifes Pollenkorn mit den zwei sterilen Prothalliumzellen (p^1, p^2), der generativen Zelle (ac), dem Schlauchkern (vn), Stärkekörnern (sg). 7 Nucellus mit Pollenkorn im ersten Keimungsstadium. Pc Pollenkammer. 8 Der Schlauchkern im Begriff in den Pollenschlauch zu treten.

BELAJEFF (1893) bearbeitete die Entwickelung des Pollenschlauches bei *Picea* als Typus der *Abietineen*. Er fand, daß die generative Zelle sich dort teilt, während sie noch im Pollenkorn sich befindet, und zwei Spermazellen bildet, welche er als gleichgroß abbildet.

DIXON (1894) verfolgte die Geschichte des Pollenkornes und des Pollenschlauches bei *Pinus silvestris* von der Zeit der Bestäubung bis zur Befruchtung. Nach ihm verhält sich *Pinus* der Hauptsache nach wie *Picea*, so wie letztere von BELAJEFF beschrieben wurde, eine Aus-

sage, welche Miss FERGUSON nicht bestätigen konnte. COULTER sagt 1897, daß die Arbeit DIXONS „was largely confirmed in the minutest detail“, und bildet 1900 den Pollenschlauch von *Pinus*, wenn gerade oberhalb des Archegons, mit zwei gleichgroßen Spermazellen ab.

Die Resultate, zu welchem Miss FERGUSON in ihrer überaus vollständigen und sorgfältigen Arbeit gelangt, sind folgende:

Die Bestäubung findet bei Cornell University $42^1/_2{}^0$ n. B. Ende Mai oder Anfangs Juni statt. Der Pollenschlauch bildet sich bald nach der Bestäubung, und der vegetative Kern tritt in ihn ein. Die Teilung der generativen Zelle findet bei *Pinus Strobus* und *P. austriaca* vor Anfang des Winters statt; jedoch ist es wahrscheinlich, daß der Zeitpunkt dieser Teilung sehr variabel ist. Während der ersten Saison wächst der Pollenschlauch nur sehr langsam und er kann breit und unregelmäßig sein und sich verzweigen.

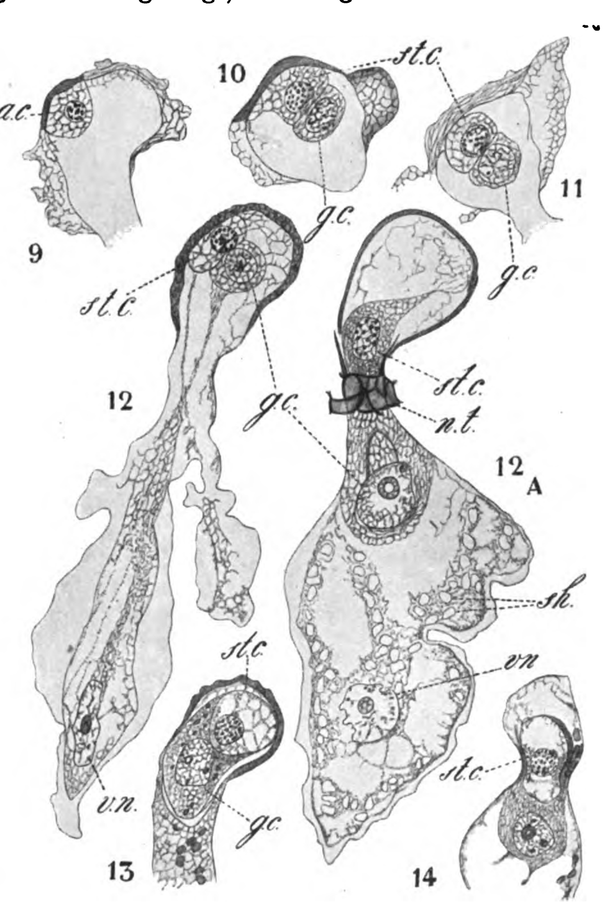


Fig. 171. Pinus Strobus, nach Miss FERGUSON. 9—14 Teilungsstadien der generativen Zelle (ac) in Körperzelle (gc) und Stielzelle (stc). Fig. 12 zeigt einen verzweigten Pollenschlauch. nt Nucellusgewebe.

Kurz vor der Befruchtung tritt die generative Zelle, von der Stielzelle gefolgt, in den Pollenschlauch. Die Stielzelle passiert alsbald die generative Zelle und lagert sich in der Nähe des Schlauchkernes.

Die generative Zelle ist ebensowenig wie die anderen Zellen des Pollenschlauches von einer bestimmten Zellwand umschlossen, sondern besteht zur Zeit ihrer Teilung aus einem unregelmäßigen Plasmakörper, in dessen oberem Teile der Kern liegt. Die Teilung findet etwas mehr als 1 Jahr nach der Bestäubung statt, und 1 Woche bis 10 Tage vor der Befruchtung, so daß etwa 13 Monate zwischen der Bestäubung und der Befruchtung verlaufen.

Es werden niemals 2 Spermazellen gebildet, aber die Spermakerne bleiben umgeben von einer gemeinsamen Plasmamasse. Die

beiden Kerne sind sehr ungleich groß, und der größere ist immer der vordere.

Zu der Zeit, wo die Spermakerne sich so gelagert haben, ist der Pollenschlauch nur sehr wenig tief eingedrungen, jetzt aber fängt er schnell zu wachsen an.

Im selben Jahre beschreibt Miss Ferguson in den Ann. of Bot., XV, p. 435 ff., The development of the Egg and Fertilization in Pinus strobus.

Diese Art wurde vollständig untersucht, zum Vergleich wurden aber auch *P. austriaca*, *P. rigida*, *P. resinosa* und *P. montana* var. *uncinata*

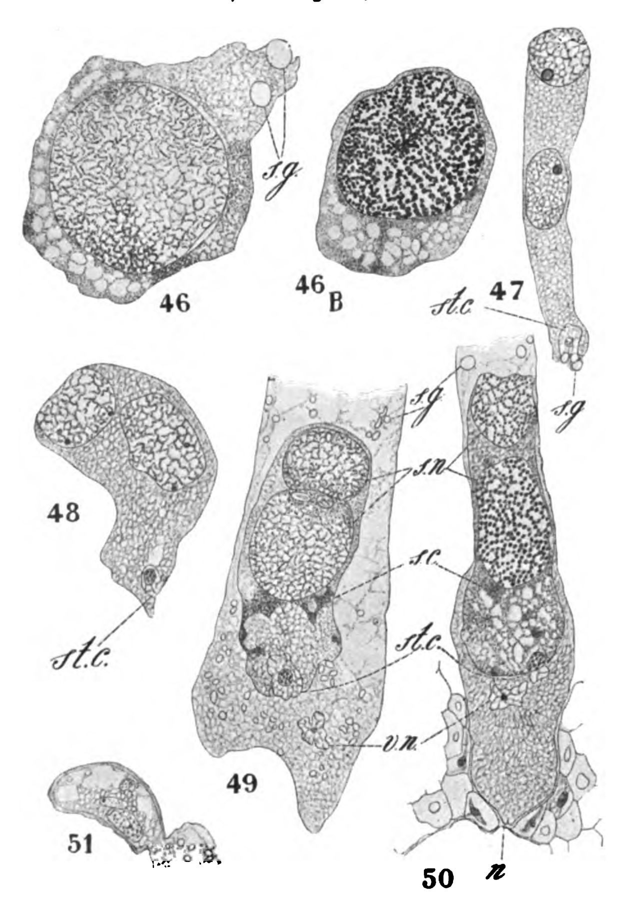


Fig. 172. Pinus Strobus, nach Miss Ferguson. Weitere Stadien in der Entwickelung des Pollenschlauches. Man beachte, daß die letzte Figur der Fig. 171 die Nummer 14, die erste dieser Figur die Nummer 46 trägt, woraus die bewundernswerte Vollständigkeit der Serie von Miss Ferguson, von welcher hier nur einige Figuren reproduziert sind, hervorgeht. 46, 46 B Querschnitte durch die beiden Spermakerne, nachdem sie ihre vollständige Größe erreicht haben und fast in der Mitte des Nucellus angelangt sind. 47 Die beiden Spermakerne kurz nach ihrer Entstehung, noch voneinander entfernt. 48 Beide Spermakerne genähert. 49 Unteres Ende eines bis zu $^2/_3$ des Nucellus vorgedrungenen Pollenschlauches. 50 Unterer Teil eines Pollenschlauches, der gerade zwischen die Halszellen des Archegons eingedrungen ist. 51 Ein Pollenschlauch mit mehr als der normalen Kernzahl (Pinus austriaca, 17. Mai).

herangezogen. Die Resultate bestätigen im allgemeinen die von Blackman an *Pinus silvestris* gewonnenen (1898, On the cytological Features of Fertilization and related Phenomena in *Pinus sylvestris*).

Miss Ferguson kommt zu folgenden Resultaten:

Bei den untersuchten *Pinus*-Arten können die Archegonien etwa 2 Wochen vor der Befruchtung aufgefunden werden; sie entstehen aus Oberflächenzellen in der Nähe der Mikropyle. Später sind die Archegonien eingesunken, die Zahl variiert bei verschiedenen Arten von 1—9.

Bei *P. strobus* finden sich 4 Halszellen in einer Etage, bei *P. austriaca* und *P. rigida* 8 in 2 Etagen zu 4. Etwa eine Woche vor der Befruchtung wird eine Bauchkanalzelle gebildet. Die Bauchkanalzelle hat selten die Form einer normalen Zelle, zur Zeit der Befruchtung ist sie schon deutlich degeneriert.

Der ganze Inhalt des Pollenschlauches tritt in das Ei über, der größere Spermakern schlüpft aus dem Plasma der Körperzelle und tritt auf den Eikern zu. Die anderen Kerne des Pollens degenerieren ohne oder nach vorangehender Teilung.

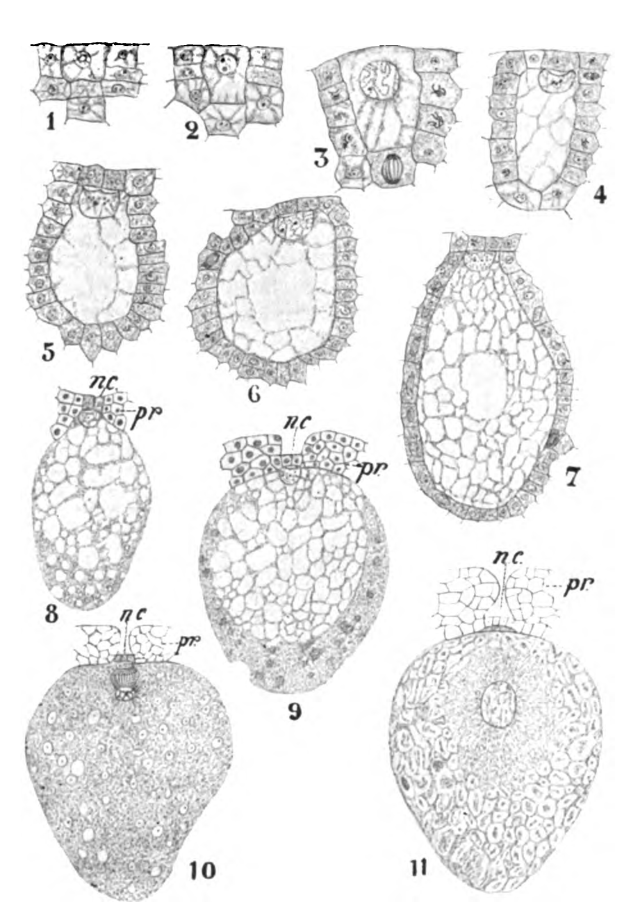


Fig. 173. Pinus Strobus, nach Miss FERGUSON. Entwickelung des Archegons in Fig. 11, die Bauchkanalzelle sichtbar, in Fig. 10 teilt sich der Kern der Zentralzelle zur Bildung der Bauchkanalzelle. nc Halszellen. pr Prothalliumgewebe, welches, wie man sieht, sich über das Archegon hervorwölbt, zur Bildung der Archegonialkammer.

Zur Zeit der Kopulation ist der Eikern viel größer als der Spermakern, letzterer bettet sich im ersteren ein, die Chromatinmassen bleiben noch lange getrennt, die erste Teilung des Zygotekernes zeigt aber vollständige Fusion von väterlichen und mütterlichen Chromosomen. Die folgende Teilung liefert 4 Kerne, diese begeben sich nach der Basis der Zygote, teilen sich und der Proembryo wird in der üblichen Weise gebildet.

Wie steht es nun mit der Phylogenie der *Abietineen?* Nach JEFFREY: The comparative Anatomy and Phylogeny of the Coniferales, Pt. 2, The Abietineae in Mem. of the Boston Soc. of Nat. Hist., Jan. 1905, kann man sie in 2 Gruppen zerlegen, nämlich in die der

Pineae: *Pinus*, *Pseudotsuga*, *Larix* und *Picea*, und in die der *Abietineae*: *Abies*, *Pseudolarix*, *Cedrus* und *Tsuga*.

Bei den Vertretern der ersten Gruppe fallen die Kegelschuppen nicht ab, bei denen der letzteren (*Tsuga* ausgenommen) tun sie es.

Der Hauptunterschied zwischen beiden Gruppen liegt aber darin, daß bei den *Pineen* ein ausgiebiges System anastomosierender Harzkanäle vorkommt, während dieses den *Abietineen* abgeht oder nur in den Kegeln vorkommt, welche, wie so viele Reproduktionsorgane, ancestrale Merkmale am längsten beibehalten. So alternieren z. B. bei gewissen *Calamites*-Fruktifikationen die Gefäßbündel nachfolgender Internodien nicht, also wie im Stamme von *Archeocalamites*, während sie dies in den vegetativen Teilen tun.

In dieser Reduktion der Harzkanäle erblickt Jeffrey nun einen Fortschritt und betrachtet deswegen die *Abietineen* in seinem Sinne als eine Gruppe, welche von *Pineen* herzuleiten ist. Darüber sagt er:

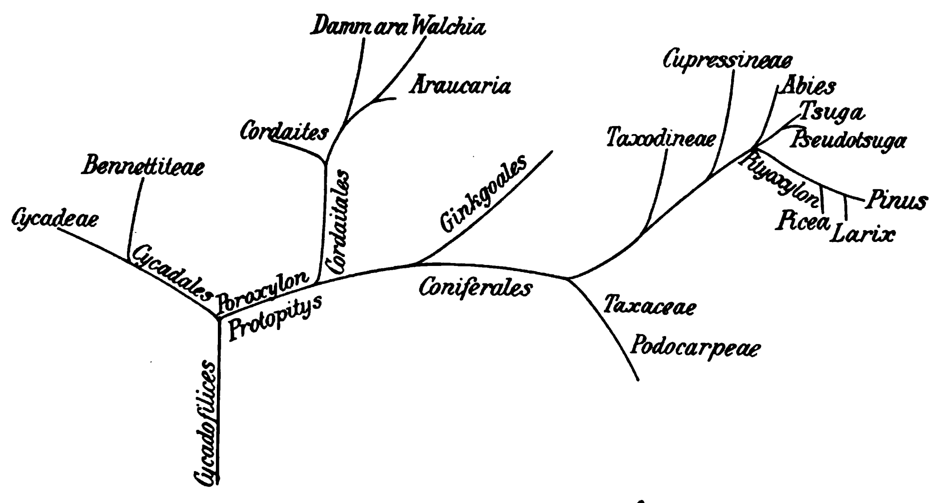
If we attempt to picture to ourselves the probable course of evolution, which has led to the more or less complete loss of the resin-canals in the *Abietineae* [as defined above] it would appear to be as follows. The ancestral forms provided with a comprehensive and freely anastomosing system of resin canals in both cortical and ligneous tissues, were thus safeguarded against infection in case of injury, but at great cost both in the large supply of resinous secretion necessary to supply the needs of this extensive system, and in the large quantity expended in sterilizing a wound. On account of the reduced foliage of even the Abietinous Conifers, this was a very serious drain on the assimilatory apparatus. Gradually the more economical tendency arose of forming resin passages in the case of need only. In *Pinus* this tendency is scarcely observable, while in the other three genera of the *Pineae* it has become quite marked. In the *Abietineae* it has passed beyond the stage even of a marked tendency and has become the rule, so that in this subfamily the original extensive and anastomosing system of resin canals has become reduced to isolated and uncommunicating ducts, quite useless as a rule from the protective standpoint and persisting as ancestral relics in the more conservative organs and parts of the plant. The place of this system is taken by the much less costly expedient of resin cells and by traumatic resin ducts which are formed in the case of need only.

Diametral entgegengesetzter Meinung in seinen Auffassungen über die phylogenetische Bedeutung zusammenhängender Harzkanäle ist Penhallow; in seinem Buche: North American Gymnosperms, Boston 1907, p. 150 sagt er:

„If our interpretation of observed facts is correct, as applied to the origin of the resin passages it shows as clearly as one could well expect a progressive development from the isolated resin cell through various phases of aggregation to the highest form of structure (anastomosierende Harzkanäle) as found in *Pinus*."

Weiter sagt er, daß, falls man Jeffreys Meinung akzeptieren wollte: It would, first of all, necessitate a direct reversal of the structural sequence and this in turn would impose the necessity of placing the genus *Pinus* at the bottom of the scale, while those genera, like *Taxus*, *Torreya*, *Dammara* etc. which have no resin cells even, would be at the top. I venture to suggest such a proposition would meet with instant opposition, even from the advocates of the idea, that the resin passage has preceeded the other forms of resin-bearing structures."

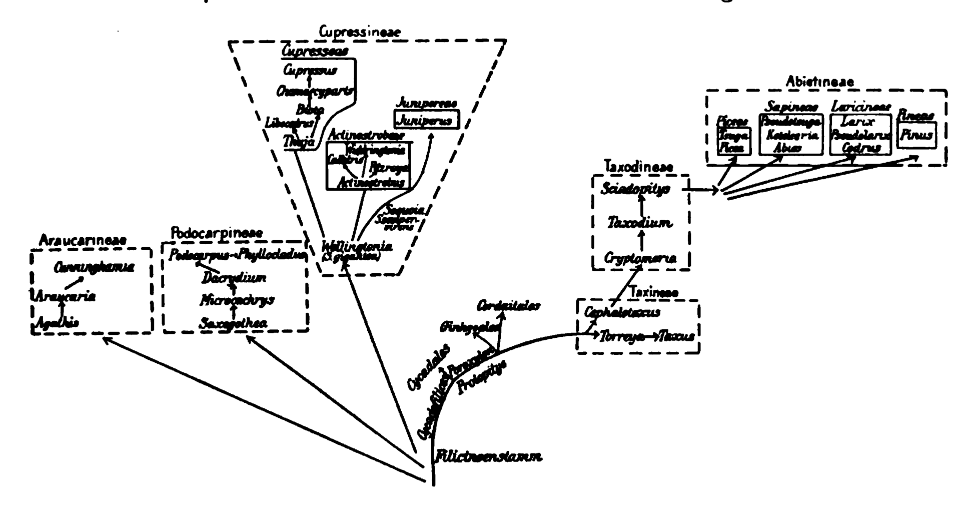
Penhallow kommt als Resultat seiner anatomischen Untersuchungen zu folgendem Stammbaum.



Die Anatomie als einzige Grundlage eines Abstammungsversuches zu wählen, scheint mir irreleitend. Der Anschluß der *Araucarien* und *Dammara* (*Agathis*) an die *Cordaiten*, bloß weil Aehnlichkeit in der Hoftüpfelung der Tracheiden vorliegt, scheint mir nicht gut zu verteidigen (vergl. S. 15 dieses Bandes); auch glaube ich nicht, daß die *Cupressineen* nahe verwandt sind mit den *Abietineen* oder die *Taxaceae* mit den *Podocarpeae*, doch bleibe ich der Meinung, daß die Einteilung der *Coniferen* in *Florales* und *Inflorescentiales* begründet ist und phylogenetische Bedeutung hat. Die Gruppe der *Florales* ist auch anatomisch von der der *Inflorescentiales* (mit Ausnahme der *Taxaceae*) verschieden, indem erstere eine einfache, letztere eine doppelte Blattspur haben. Machten die *Taxaceae* keine Ausnahme, so könnte uns das dazu verführen, die *Florales* vom *Lycopodinen*-Stamme herzuleiten, hätte nicht Jeffrey (The structure and development of the stem in the Pteridophyta and Gymnosperms, Phil. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B, Vol. 195, p. 119—146) nachgewiesen, daß der Ursprung der Blattspur bei den *Florales* grundverschieden ist von dem der *Lycopodineen*. Zumal aber spricht der Umstand dagegen, daß sich die Entwickelung des Proembryos der *Coniferen* recht gut aus der Weise, in welcher der Proembryo sich bei den *Cycadeen* entwickelt, ableiten läßt. Man vergleiche darüber Coulter und Chamberlain, The Embryogeny of Zamia, Bot. Gaz. 1903, S. 184 ff., eine Arbeit, welche ich bis jetzt leider übersehen hatte. Zwar kennen wir nicht die Embryoentwickelung der *Lepidodendraceae*, aber es ist kaum anzunehmen, daß diese sich prinzipiell von der der *Selaginellaceae* entfernen würde. Ich halte diese Uebereinstimmung in der Weise der Embryoentwickelung zwischen *Coniferen* und *Cycadeen* für die Ableitung der ersteren für sehr wichtig und würde diesen Punkt mehr hervorgehoben haben, wenn ich die Coulter und Chamberlainsche Arbeit früher gekannt hätte.

Folgender Stammbaum mag die Resultate, zu welchen wir in bezug auf die Abstammung der *Coniferen* gelangten, vorführen.

Die *Coniferen* sind mit durchbrochenen Linien eingerahmt.



Daß die Phylogenie der *Coniferen* noch sehr unklar ist, glaube ich genügend betont zu haben. Zwei wichtige Punkte scheinen mir aber mit großer Wahrscheinlichkeit aus unseren Betrachtungen hervorzugehen:

I. Die *Coniferen* müssen an den großen *Filicineen*-Komplex angeschlossen werden.

II. Es gibt unter den *Coniferen* Formen, bei denen der ♀ Kegel eine Blüte, andere, bei denen er eine Infloreszenz ist.

Der zweite Punkt ist deswegen wichtig, weil er denen, welche von der Abstammung der *Angiospermen* von den *Coniferen* überzeugt sind, frei läßt, die *Angiospermen*-Blüte als eine Infloreszenz oder als einen Strobilus aufzufassen. Bevor wir nun zu der Betrachtung der *Angiospermen* übergehen, müssen wir noch die eigentümliche *Gymnospermen*-Gruppe der *Gnetaceen* betrachten.

Neunte Vorlesung.

Die Gnetales I.

Die *Gnetales* sind eine Pflanzengruppe, welche, wie zur Genüge aus der großen Verschiedenheit der hierhergehörigen Gattungen *Ephedra*, *Gnetum* und *Welwitschia* hervorgeht, zurzeit nur noch als Rest einer in früheren Erdperioden weit größeren Pflanzengruppe besteht.

Die Gruppe schließt sich, wie *Ephedra* zeigt, zweifellos an *Archegoniaten* an, ihre beiden anderen Genera, *Welwitschia* und *Gnetum* zeigen aber eine so starke Reduktion des Archegons, daß wir bei ihnen kaum mehr von *Archegoniaten* reden können.

Gemeinsame Merkmale haben die 3 hierhergehörigen Gattungen nur sehr wenige. Im sekundären Holze haben sie neben gewöhnlichen Tracheiden im inneren Teil der Holzrinde weite Gefäßröhren, deren Glieder aber durch schiefe Querwände getrennt, also noch prosenchymatisch und mit mehreren rundlichen Löchern durchbrochen sind; ihre Seitenwände zeigen gehöfte Tüpfel wie die Tracheiden. Es liegen demnach keine *Angiospermen*-Gefäße, sondern Tracheiden vor. Harzgänge fehlen, sie stimmen weiter darin überein, daß ihre Mikrosporophylle Aehnlichkeit mit den Staubblättern der *Angiospermen* haben, indem sie bloß aus Filament und Pollensäcken bestehen, ihre Pollenkörner keine Prothalliumzellen und keine Stielzelle mehr bilden, daß die Blüten eingeschlechtlich (bei *Welwitschia* jedoch mit Andeutung resp. Resten von Zwittrigkeit) und 2 Kotyledonen vorhanden sind.

Zu den *Gnetalen* gehören 3 Familien: die *Ephedraceae*, die *Gnetaceae* und die *Welwitschiaceae*.

Fangen wir mit der Betrachtung der

Ephedraceae

an, welche sich von allen anderen *Gnetales* durch den Besitz von gut ausgebildeten Archegonien unterscheiden.

Hierher nur eine Gattung

Ephedra

mit ca. 30 Arten, welche die Steppen- und Wüstengebiete Nordafrikas, Europas, Nord- und Südamerikas bewohnen; in Australien scheinen sie

zu fehlen. Vorgeschobene Posten in zum Teil feuchteren Gebieten sind in Europa der atlantische Teil Frankreichs, Wallis (Schweiz), Budapest. Auffallend ist auch das Vorkommen an einigen Orten in Sibirien. Untenstehende Karte (Fig. 174) veranschaulicht wohl zur Genüge die Verbreitung.

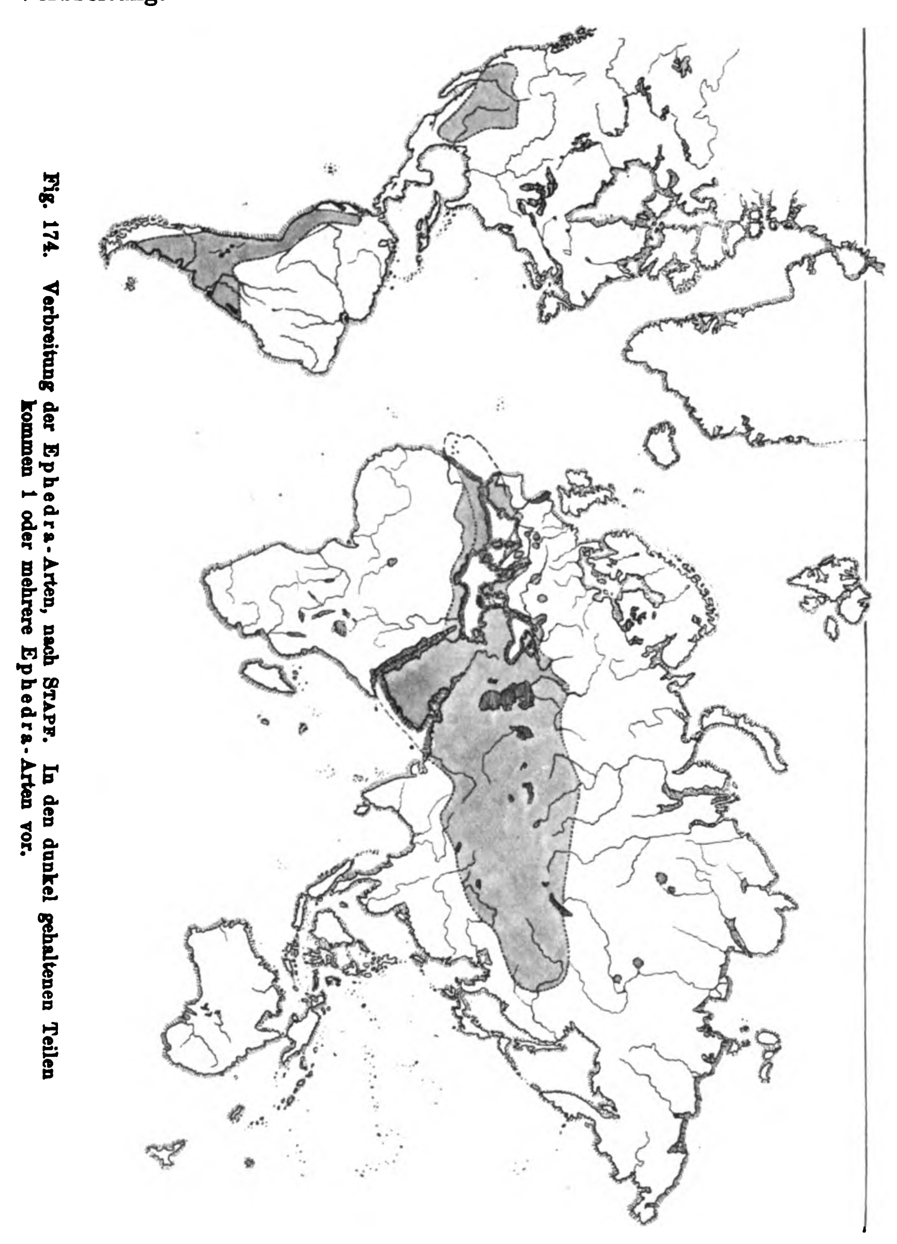


Fig. 174. Verbreitung der Ephedra-Arten, nach STAPF. In den dunkel gehaltenen Teilen kommen 1 oder mehrere Ephedra-Arten vor.

Daß die *Ephedraceen* trocknen Gebieten angepaßt sind, verraten sie sofort durch die starke Reduktion ihrer Blätter.

Alle Arten sind ausdauernd, wie alt sie werden können, ist unbekannt. Stapf hat aber Exemplare von *E. nebrodensis* var. *procera* mit 20 Jahresringen gesehen, zweifellos sind viele Exemplare noch ungleich älter.

Der Stamm und seine Verzweigungen.

Der Aufbau des Stammes und seiner Verzweigungen wird bis unmittelbar an die Blütenanlagen von einer streng dekussiert wirteligen Anordnung beherrscht. Gewöhnlich sind die Wirtel zweigliedrig, bei einigen Arten aber auch drei- und ausnahmsweise selbst viergliedrig. Fast ausschließlich dreigliedrig sind die Wirtel bei den amerikanischen Arten der Sektion *Alatae* und bei *E. ochreata*. Mehr oder weniger häufig kommt Dreigliedrigkeit vor bei *E. strobilacea, Przewalskii, lomatolepis, sarcocarpa, intermedia, pachyclada, alta,* sehr selten bei *E. alata*. Drei- und viergliedrige Wirtel kommen gelegentlich, aber nie an der ganzen Pflanze vor bei *E. altissima* und *E. foliata*. Alle anderen Arten haben nur zweigliedrige Wirtel.

Der Aufbau des Stammes aller Arten ist demnach im Grunde sehr einförmig, die großen Habitusverschiedenheiten sind durch Modifikationen sekundärer Art bedingt. Fast bei allen Arten bleibt das unterste Internodium eines jeden Sprosses vollständig gestaucht, mitunter auch das zweite und dritte (*E. intermedia*). Die Zweige sind daher am Grunde einfach oder seltener doppelt bis dreifach bescheidet. Die ersten Achselknospen werden oft bereits in den Achseln der Keimblätter angelegt, auch die Achseln der soeben besprochenen grundständigen Blattwirtel bringen Knospen hervor, während die Knospen der folgenden Knoten schwächer sind und endlich verkümmern. An den 2., 3., und 4. Knoten wird daher die Verzweigung der Achselsprosse sukzessive mehr und mehr eingeschränkt, bis sie endlich ganz unterbleibt. Durch die Häufung der Astwirtel, wie sie durch die Stauchung der Basalinternodien bedingt wird, entstehen mehr oder weniger reiche Scheinquirle, oder wenn sie einseitig entwickelt sind, Büschel, welche den dichtbuschigen Habitus bedingen, soweit dieser nicht dadurch gelockert wird, daß der zweite oder dritte Knoten einzelner Aeste schwache, abortierende Achselknospen bildet. Die Zweige aller Arten sind in der Jugend grün und zartkrautig. Sie erfahren aber bald eine Aussteifung durch die Bildung mechanischen Gewebes und Holzes.

„Nach der Art, wie sich reichere oder ärmere Gliederung", sagt Stapf, „größere oder geringere Stauchung, mehr oder weniger ausgebildete Steifheit oder Schlaffheit der Sproßsysteme und früher oder später begrenztes Wachstum der Hauptachse oder der an ihre Stelle tretenden Hauptäste zur Erzeugung verschiedener Habitusformen verbinden, können folgende Typen unterschieden werden.

I. Zwergformen mit locker- oder dichtrasigem Wuchs (*E. monosperma, Gerardina, americana* var. *rupestris*, Formen der *E. distachya*).

II. Mittelhohe Formen mit steif aufrechter Zweigstellung, die Zweige einander parallel genähert (*E. nebrodensis, equisetina, aspera,* Formen der *E. intermedia, distachya, pachyclada, alata, Przewalskii*).

III. Hohe, fast baumartige Formen mit schief abstehenden oder im Bogen nach außen gekrümmten Tragästen und steif aufrechten, seltener überhängenden Zweigen (Formen der *E. fragilis, strobilacea, triandra, americana*).

IV. Kletternde Formen mit deutlicher Gliederung in Stamm und Krone; diese ein lockeres Gewirr bildend, oder mähnenartig überhängend, der Stütze aufruhend (*E. altissima,* Formen der *E. foliata, fragilis, alta*).

V. Auf den Boden hingestreckte oder von Mauern, Felsen und dergleichen herabhängende Formen, von Grund aus verästelt mit

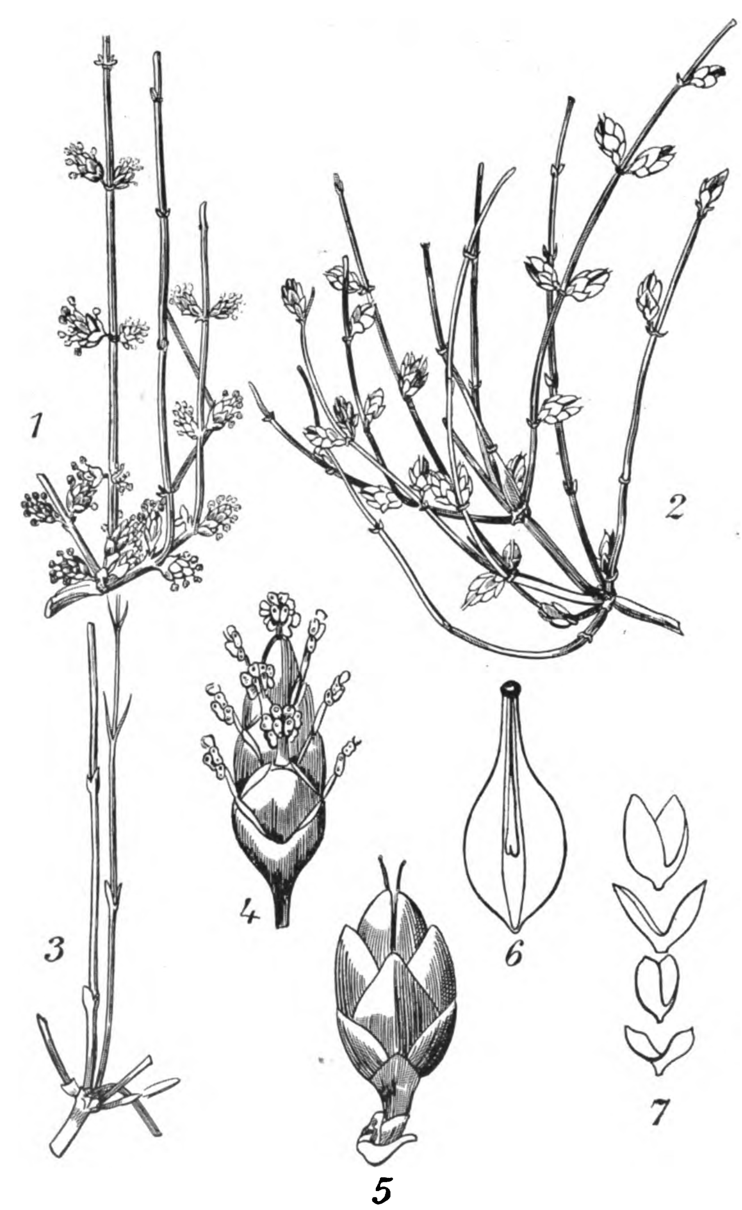


Fig. 175. Ephedra antisyphilitica, nach WATSON. 1 Zweige mit ♂, 2 solche mit ♀ Blüten. 3 Sterile Zweige. 4 ♂ Strobilus. 5 ♀ Strobilus. 6 Samenlängsschnitt. 7 Brakteen des ♀ Strobilus.

mähnenartigen dichten Zweigbüschen (Formen der *E. fragilis*, *foliata*, *americana*).

IV. In Hecken und niedere Sträucher hineingelehnte Formen (subscandentes der Autoren) mit locker durcheinander gewirrten Zweigen, seltener niedere oder mittelhohe freistehende Büsche von gleichem Habitus (*E. pedunculata*, *Tweediana*, *triandra*, Formen von *fragilis*)."

A. Die vegetativen Teile.

Wachstum und Zweigwechsel.

Nach DINGLER findet das Wachstum mittels einer tetraedrischen Scheitelzelle statt, eine Auffassung, welche jedoch hier ebensowenig wie bei den *Coniferen* bestätigt worden ist, vielmehr finden sich viele Initialen am Vegetationspunkt, wie bei den *Coniferen*.

Knapp unterhalb des Vegetationskegels werden schon frühzeitig die jüngsten Blattanlagen sichtbar, welche, der Achse weit vorauseilend, dieselbe umschließen. Die jüngsten 3—5 Internodien bleiben zunächst ungestreckt, so daß die jungen Blätter eine aus ebensoviel Wirteln bestehende Knospe bilden. Erst vom dritten oder fünften Internodium fängt die Längsstreckung an mittels einer Meristemzone an der Basis eines jeden Internodiums, äußerlich kenntlich durch eine leichte Einschnürung und durch bleichere Farbe. Dieses Meristem, das ziemlich lange teilungsfähig bleibt, ist von der Scheide des nächstunteren Blattwirtels umschlossen. Später wird das Meristem zu Dauergewebe oder zu einer Trennungsschicht bei den zweigwechselnden Arten. Bei vielen Arten tritt dieser Zweigwechsel wie der Laubwechsel der meisten Tropenbäume ganz allmählich ein, bei anderen, wie bei *E. nebrodensis*, periodisch, so daß solche Sträucher im Winter oder im Vorfrühling wie verarmt aussehen. Dann treiben sie wieder mit frischen grünen Zweigen aus.

Anatomie.

Die Außenwand der Epidermis ist in der Regel sehr verdickt, in besonders hohem Grade bei den Wüstenbewohnern. Die Verdickung beruht auf Zelluloseschichten, weit mehr aber auf Kutikularschichten, in denen, wie SOLMS nachwies, reichlich Kriställchen (?) und Körnchen von oxalsaurem Kalke eingelagert sind. Höcker, Klebrigkeit und blaugrüne Wachsüberzüge kommen vor. Schwach tingierte Chlorophyllkörper sind in der Epidermis nicht selten.

Im dritten, seltener schon im zweiten Jahre beginnt die Peridermbildung, womit die Assimilation des betreffenden Zweigleins ein Ende hat. Die infolge der Peridermbildung abgestorbenen Rindenstücke werden hellrötlich, gelblichbraun oder grau bis weiß. Schließlich wird ziemlich dicke Borke gebildet.

Das mechanische System besteht aus Bastzellen, zu welchen sich bei einigen Arten sklerenchymatisch verdickte Markzellen gesellen.

Der Verteilung der Bastzellen nach sind zu unterscheiden:

1) Subepidermales Sklerenchym,
2) durch das Rindenparenchym zerstreutes Sklerenchym,
3) die Bastbelege der Leptomstränge,
4) markständiges Sklerenchym.

Die starke Verkümmerung der Blätter legt den Zweigen die Pflicht der Photosynthese auf. Dementsprechend ist das gesamte Rindenparenchym der grünen Zweige als typisches Palisadenparenchym, das nach innen zu mehr isodiametrisch und lockerer wird, ausgebildet. Die *Ephedras* sind, wie die *Dicotylen*, eustel, eine gut entwickelte Endodermis ist vorhanden. Sämtliche Bündel sind Blattspurstränge, von denen je zwei auf ein Blatt fallen, die Blattspur ist also doppelt. Sie verlaufen durch je zwei aufeinander folgende Internodien. Je nachdem die Blattwirbel zwei- oder dreigliedrig sind, hat also das erste Internodium 4 oder 6, das folgende 8 oder 12 Gefäßbündelstränge. In ihrem Siebteil ist außer Siebröhren Parenchym und Kambiform vorhanden, über Geleitzellen finde ich nichts angegeben, da nach STRASBURGER „bei den *Gymnospermen* das Kambium für den Bast Siebröhren ohne Geleitzellen bildet", werden sie auch *Ephedra* wohl fehlen.

Daß Holz mit tracheidenartigen Gefäßen vorhanden ist, wurde schon erwähnt. Schon in jungen Stadien ist ein primärer Kambiumring, welcher die Gefäßbündel verbindet, vorhanden, ohne daß er aber als Verdickungsring fungiert. Erst im zweiten oder dritten Jahre verwandelt sich die äußere Zellage durch tangentiale Teilungen in einen Verdickungsring, der sich an das Kambium der primären Gefäßbündel anschließt, und nun erst beginnt die Erzeugung von sekundärem Zwischenholz und Bast. Die Markstrahlen sind auf dem Tangentialschnitt schmalspindelförmig, zwei bis drei, selten vier Zellagen dick in ihrer größten Breite, und von sehr wechselnder Höhe. Die Zellen der Holzmarkstrahlen sind radial gestreckt und reichlich getüpfelt.

Die Spaltöffnungen sind auf die Furchen der *Equisetum*-artigen Internodien beschränkt, wo sie je nach der Breite derselben in einfachen oder doppelten Reihen liegen. Jedes Stoma liegt in einer tiefen äußeren Atemhöhle.

Die Blätter.

Die Blätter stehen dekussiert wirtelig, wobei die Wirtel zwei- oder dreizählig, ausnahmsweise auch vierzählig sein können. Bei der Mehrzahl der Arten sind sie, wie bei *Equisetum*, an das die *Ephedra*-Sprosse überhaupt erinnern, auf den Vaginalteil reduziert. Eine Blattlamina, die schmal-lineal, fast fädlich und halbzylindrisch, höchstens 3 cm lang und 1—$1^1/_2$ mm breit ist, findet sich regelmäßig nur bei *E. altissima, foliata, gracilis* und *E. americana* var. *andina*, ist aber auch dort hinfällig.

Die Vaginalteile der Blätter eines Wirtels sind fast immer, wie bei *Equisetum*, am Grunde verwachsen. Nur dort, wo, wie manchmal bei *E. altissima* und *foliata*, die Scheidenteile selbst sehr reduziert sind und die Lamina unmittelbar dem Knoten aufsitzt, fehlt eine Verwachsung. Das Ganze erinnert wieder sehr an *Equisetum*. Daß die Blattspur doppelt ist, wurde schon erwähnt.

Ausläufer.

Fast bei allen Arten, vielleicht bei allen, kommen unterirdische Ausläufer vor. Sie entspringen stets den Knoten der untersten, durch Wurzelzug oder Verschüttung unter die Erde gelangten Stammteile. Deswegen erreichen sie nur nennenswerte Entwickelung, wo Bedeckung der untersten Stammknoten leicht eintritt, also bei Arten, welche

lockeren beweglichen Boden, wie Sand, Grus der Bachufer etc. bewohnen, wie *E. alata, distachya, monosperma* etc. Sie können sehr lang werden, bei *E. alata* in den Sanddünen der Areg-Formation in der Sahara 6—9 m. Die Verzweigung ist sehr spärlich oder fehlt ganz. Ihre Spitze kann sich über den Boden erheben und zur neuen Pflanze auswachsen, welche sich durch Verwesung unter der Erde vom Mutterstock loslöst und sich dann von Sämlingen nur durch den Mangel einer Hauptwurzel unterscheidet.

Wurzeln.

Alle Arten haben bei der Keimung eine Hauptwurzel gebildet, welche sich, wie es scheint, sehr lange erhält, später aber durch Adventivwurzeln, welche aus den Hypokotyl- oder den untersten Stammknoten entspringen, überflügelt wird. Nur an 2 Exempleren von *E. monosperma* aus der Mongolei fand Stapf eine fast fingerdicke Pfahlwurzel, während Adventivwurzeln ganz fehlten. Wurzelhaare kommen allgemein und auf eine Strecke von 2—3 mm reichlich vor. Die Anlage des Gefäßbündelkörpers ist diarch, seltener triarch. Eine Schutzscheide mit Zellen, deren radiale Wände die charakteristische, auf Wellung beruhende Streifung zeigen, hat Stapf nicht beobachtet. Die Gefäße im Wurzelholz sind weiter als die im Stammholz.

B. Die Reproduktionsteile.

Geschlechterverteilung.

Stapf sagt: „Alle Arten sind entweder ausschließlich oder doch vorwiegend diöcisch. Monöcie ist mir bei folgenden Arten bekannt:

E. foliata (häufig). *E. americana* var. *Humboldtii* und var. *rupestris*, *E. intermedia* var. *tibetica* und var. *persica* (nicht selten). *E. americana* var. *andina, E. fragilis* var. *campylopoda* (selten). Ausschließlich monöcisch ist keine der Arten. Bei monöcischen Individuen sind beide Geschlechter entweder auf verschiedene Infloreszenzen verteilt oder teilweise auch in gemeinsamen Blütenständen vereinigt. Diese wiederum setzen sich entweder aus männlichen Aehren und weiblichen Zäpfchen zusammen, wobei die letzteren stets terminale Stellung einnehmen (*E. foliata*), oder es erscheinen einzelne ♂ Blüten in den untersten Deckblättern der weiblichen Zäpfchen (*E. foliata, intermedia* var. *tibetica. E. fragilis* var. *campylopoda, E. americana* var. *Humboldtii*)."

Ueber das Vorkommen zweigeschlechtlicher Infloreszenzen bei *Ephedra* schreibt Wettstein in der Festschr. des naturw. Vereins an der Univers. Wien, Nov. 1907, S. 21—28. Es handelt sich um eine 1906 in Dalmatien in der Umgebung von Spalato gefundene *Ephedra campylopoda*. Neben rein weiblichen Exemplaren fand v. Wettstein dort die zu beschreibenden zweigeschlechtlichen. Letztere hatten folgenden Bau.

Sie bestanden aus 5—7 Paaren von Deckblättern in dekussierter Stellung, von denen die des obersten Paares in den Achseln je eine weibliche Blüte trugen. Seltener war eine dieser beiden verkümmert oder ganz ausgefallen. Die Deckblätter der unteren 4—6 Paare trugen in den Achseln je eine ♂ Blüte normalen Baues. Die beiden weiblichen Blüten waren von jenen der ♀ Pflanze schon äußerlich wesentlich ver-

schieden (vergl. Fig. 176, 1 und 2 mit Fig. 176, 3). Sie waren viel kürzer, nahezu eiförmig, auf der Innenseite abgeflacht und braungelb bis goldgelb. Nur selten fanden sich auf denselben Exemplaren scheinbar rein männliche Infloreszenzen, welche jedoch am Scheitel der Infloreszenz die beiden den ♀ Blüten entsprechenden Deckblätter tragen, so daß WETTSTEIN annimmt, daß hier die ♀ Blüten verkümmert waren. Eine weitere Untersuchung von frischem und Herbarmaterial verschiedener Fundorte brachte v. WETTSTEIN zu folgendem Resultat: „*E. campylopoda* weicht in der Geschlechtsverteilung von den übrigen *Ephedra*-Arten, soweit bekannt, konstant ab. *E. campylopoda* besitzt ♀ Exemplare mit ausschließlich ♀ Infloreszenzen und zweigeschlechtige Exemplare mit ♂ Infloreszenzen, welche an ihren Enden ♀ Blüten tragen, die normalen Archegonien liefern aber — soweit bekannt — keine Früchte.“

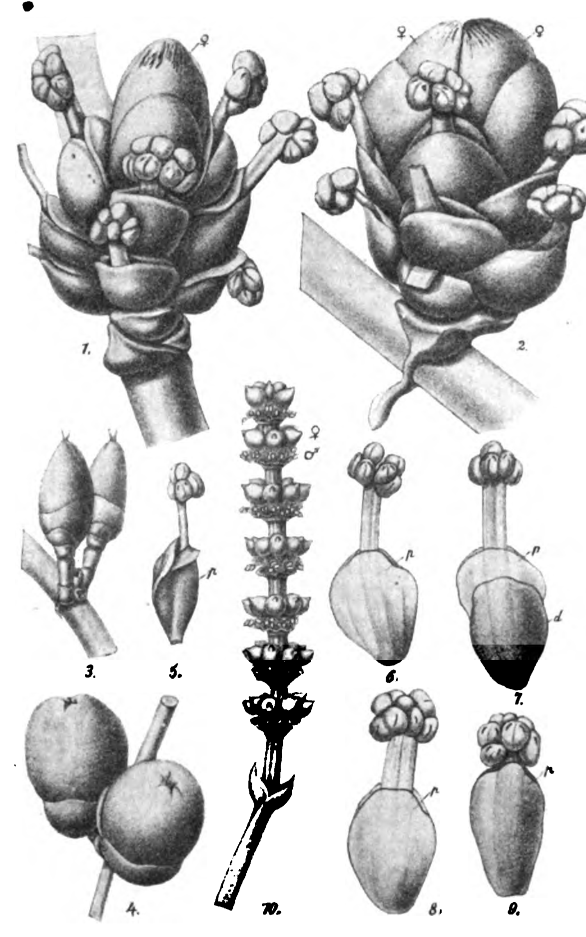


Fig. 176. Ephedra campylopoda, außer Fig. 10: Gnetum Gnemon nach BLUME, sämtlich nach v. WETTSTEIN. 1 und 2 Zweigeschlechtliche Infloreszenzen, die beiden weiblichen Blüten sind durch das Zeichen ♀ angedeutet. 3 Zwei normale ♀ Blütenstände. 4 Zwei reife Fruchtstände. 5 Eine männliche Blüte von der Seite gesehen, p Perianth. 6—9 ♂ Blüten vom Rücken gesehen, bei 7 d = Deckblatt. 10 Zweigeschlechtliche Infloreszenz von Gnetum Gnemon.

Auch CAVARA kommt in seinen Osservazioni morfologiche sulle Ginnosperme, Notizie preliminare, Bull. d. Soc. botan. ital., Sede di Firenze d. 10. II. 1901, zum gleichen Resultat und schließt daraus, daß die Infloreszenzen der heute lebenden Gymnospermen von zweigeschlechtigen abzuleiten sind. Er hält demgemäß *E. campylopoda* für eine relativ ursprüngliche Form, was v. W. nicht tut. Und sicher hat WETTSTEIN recht, wenn er darauf hinweist, daß die *Cycadeen* und *Coniferen* typisch eingeschlechtig sind und sich, mag auch hie und da, als Abnormalität, wie z. B. bei *Juniperus*, eine zweigeschlechtige Infloreszenz vorkommen, nicht von zweigeschlechtigen Ahnen herleiten lassen.

Wettstein hält diesen Fall hingegen für eine progressive Abänderung, für ein Zweigeschlechtigwerden ursprünglich eingeschlechtiger Infloreszenzen, und er paßt deswegen recht gut zu seiner Auffassung der *Angiospermen*-Blüte als einer zweigeschlechtig gewordenen Infloreszenz, worüber später. Auch meint er, die ♂ „Blüten" (Infloreszenzen nach ihm) von *Welwitschia* seien in ähnlicher Weise entstanden, wofür gewiß der Umstand spricht, daß bei *Welwitschia* in der ♂ „Blüte" ein endständiger, sexuell funktionsloser Fruchtknoten resp. Ovulum vorhanden ist, während die ♀ „Blüten" ohne Spur von ♂ Organen sind.

So wie bei *Ephedra campylopoda* ist also seiner Meinung nach bei *Welwitschia* die ♂ Infloreszenz progressiv zweigeschlechtig geworden, die ♀ nicht verändert.

Die normalen ♂ Blüten der *Ephedra*.

Die Infloreszenzen stehen an der Stelle gewöhnlicher Achselknospen an diesjährigen, vorjährigen und älteren Zweigen, ja sogar mitunter, wenn auch selten, an alten Stämmen. In den letzteren Fällen gehen sie aus schlafenden Knospen hervor. Ausnahmsweise kann auch die Endknospe eines Zweiges sich in eine ♂ Infloreszenz umbilden.

Die Blütensprosse sind einfach oder verzweigt. Wie an rein vegetativen Zweigen ist das Basalinternodium meistens gestaucht und daher der Blütensproß am Grunde bescheidet, seltener ist er gestreckt und daher nackt. Alle Knoten des Blütensprosses und seiner Verzweigungen sind beblättert, die Blätter meistens auf kleine zarte, scheidig verwachsene Schuppen reduziert. Die Blütensprosse und deren Verzweigungen enden unmittelbar über dem letzten Blattwirtel mit den eigentlichen, einfachen Infloreszenzen, welche aus dichten Aehren bestehen; nicht selten aber stehen in den Achseln des letzten Blattwirtels kleinere seitliche Aehren.

Die Aehren sind ebenfalls dekussiert wirtelig; ist die Dekussation streng durchgeführt, so stehen die Blüten deutlich vierzeilig, und die Aehre ist selbst vierkantig (*E. triandra*, *E. foliata*, seltener *E. altissima*). Ist die Dekussation etwas verwischt, so werden, und das trifft bei den meisten Arten zu, die Aehren abgerundet, eiförmig bis kugelig.

Die Zahl der Blütenwirtel in einer Aehre schwankt bedeutend, die größte Zahl ist 12 Paare, armblütig ist z. B. *E. nebrodensis* mit 2—4 Paaren.

Jede Blüte wird von einem Deckblatte gestützt. Diese Brakteen sind entweder frei, oder, wie gewöhnlich, am Grunde oder bis zur Hälfte, selten darüber scheidig verwachsen. Sie sind meist stumpf, quer breiter als lang und über dem Rücken mehr oder weniger derbhäutig oder aber durchaus zarthäutig.

Die ♂ Blüten bestehen aus einem häutigen Perianth und einer verschieden großen Zahl einem gemeinsamen Träger aufsitzender Antheren. Das Perianth ist zweiblätterig, niederblattartig.

In der Mitte des Perianths befindet sich ein „Antherenträger", der entweder unverzweigt 2 oder mehrere (bis 8) Antheren trägt. Dieses eigentümliche Androeceum kann man nun in verschiedener Weise auffassen.

1) Man kann sagen, der Antherenträger sei ein Achsenorgan, der verlängerte Blütenboden, der bei einigen Arten sitzende, bei anderen gestielte Antheren trägt, d. h. also, es sind die Stamina, deren Filament reduziert

sind oder nicht, einem verlängerten Blütenboden inseriert. Für diese Auffassung spricht der Umstand, daß die Antheren unmittelbar am Scheitel des Blütenbodens angelegt werden, und daß der Antherenträger sich erst nachträglich durch Verlängerung des Blütenbodens nach den Anhängern dieser Theorie entwickelt. Gegen diese Auffassung wird vielfach angeführt, daß bei den Arten mit sitzenden Antheren keine Spur eines Mikrosporophylls nachgewiesen werden kann, während bei denen mit gestielten Antheren die beiden Sporangien am Ende des Filaments stehen. Dagegen ist anzuführen, daß bei *Podocarpus salignus* (vergl. Fig. 36, 8 auf S. 76) ebenfalls keine Spur eines Mikrosporophylls vorhanden ist, daß die beiden Sporangien ebenfalls der Strobilusachse direkt aufsitzen und daß bei *Juniperus* (vergl. Fig. 88, S. 154) an der Spitze des Mikrostrobilus, wie GOEBEL nachwies, kurzgestielte Sporangien vorkommen, welche so wie die gestielten von *Ephedra* scheinbar terminal stehen, zweifellos aber durch Reduktion eines diese Sporangien an seiner Unterseite tragenden Sporophylls entstanden sind.

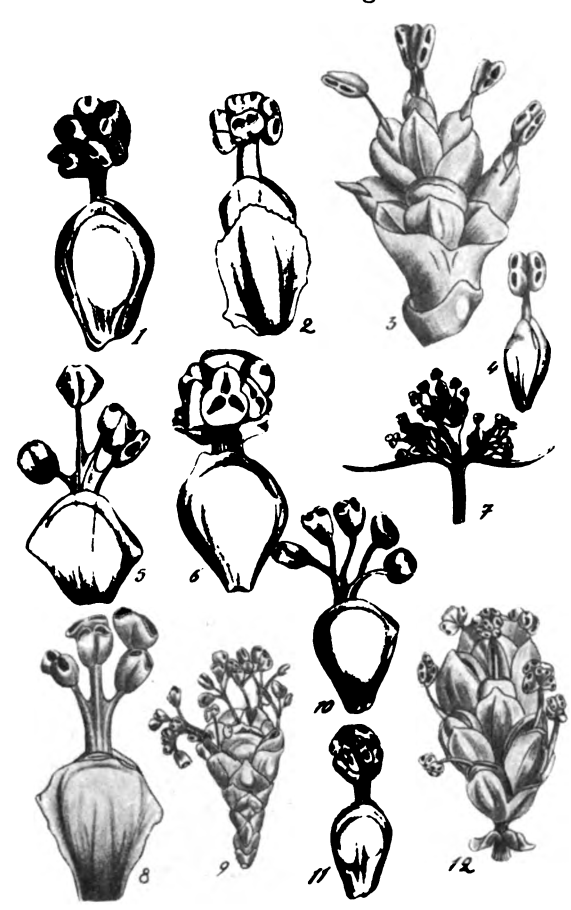


Fig. 177. Männliche Blüten und Infloreszenzen von Ephedra, nach STAPF. 1 ♂ Blüte von E. alata var. Decaisnei. 2 ♂ Blüte und Braktee von E. alte. 3 ♂ Infloreszenz von E. altissima var. algerica. 4 Einzelne Blüte daraus. 5 ♂ Blüte von E. alata var. alenda. 6 ♂ Blüte von E. pachyclada. 7 ♂ Infloreszenz von E. altissima var. mauritanica. 8 ♂ Blüte mit Deckblatt von E. trifurca. 9 ♂ Infloreszenz derselben. 10 ♂ Blüte von E. strobilacea. 11 ♂ Blüte von E. fragilis var. campylopoda. 12 ♂ Infloreszenz derselben.

2) Man kann sagen, der Antherenträger sei aus der Verwachsung von Sporophyllen hervorgegangen, welche je eine oder mehrere Sporangien (die Antheren) trugen.

Das ist z. B. die Auffassung von THIBOUT, und zwar meint dieser, daß der Antherenträger von *Ephedra* aus der Verwachsung zweier Mikrosporophylle hervorgegangen sei, welche je (nach der Art) 1—4 bilokuläre Sporangien tragen.

Das läßt sich nach ihm schon äußerlich erkennen, wenn, wie das oft vorkommt, der Antherenträger gegabelt ist, und auch wenn das nicht der Fall ist, verrät es sich meistens noch durch zwei mediane Längs-

gruben, welche über eine größere oder kleinere Strecke von der Spitze des Antherenträgers nach dessen Basis verlaufen. Für diese Auffassung spricht der Umstand, daß auch bei den Arten mit vielen Mikrosporangien nur 2 Gefäßbündel in den Antherenträger eintreten, was also auf ein Doppelorgan schließen läßt. Bei den Arten mit nur 2 Sporangien, eines für jedes Mikrosporophyll, bleiben diese Gefäßbündel nach dieser Auffassung ungeteilt, bei denen mit mehreren Sporangien teilen sie sich, wie Fig. 178 zeigt.

Welche von diesen Auffassungen, die, wie gesagt, beide recht gut zu verteidigen sind, meines Erachtens die bessere ist, werden wir besprechen, wenn wir auch die anderen Gattungen der *Gnetales* kennen gelernt haben.

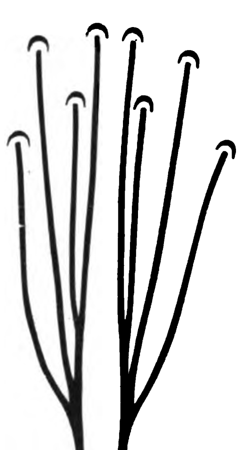


Fig. 178. Gefäßbündelverlauf im Antherenträger von E. vulgaris mit 8 Sporangien, nach THIBOUT.

Die „Antheren“ resp. „Sporangien“ sind zwei-, selten dreifächerig (*E. distachya*, *pachyclada*, *intermedia* in einzelnen Fällen). Die Fächer öffnen sich über dem Scheitel oder etwas vor und unter ihm durch Spalten, welche in trockenem Zustande porenförmig auseinander treten. Der Pollen ist bei allen Arten ellipsoidisch.

Die weiblichen Infloreszenzen.

Wie die männlichen Blütensprosse, so stehen auch die weiblichen an der Stelle gewöhnlicher Achselknospen. Auch ihre Verteilung über die vegetativen Zweige, ihre Blattbildung und die Mannigfaltigkeit ihrer Verzweigung ist eine ähnliche. Die einfachen Blütenstände, welche die Blütensprosse und deren Zweige abschließen, sind aber keine Aehren, sondern eigenartige Infloreszenzen, welche aus je zwei oder drei terminalen Blüten bestehen (bisweilen bis auf eine reduziert), die von 2—4 oder noch mehr dicht aneinander gereihten Deckblattwirteln umschlossen werden. Diese Infloreszenzen, Blütenzäpfchen oder Galbuli sitzen unmittelbar in der Scheide des obersten Blattwirtels eines Blütensprosses oder in der Achsel eines von dessen Blättern. Da nun die Deckblattwirtel nach unten sukzessive kleiner werden, ist oft schwer zu sagen, zumal in den Fällen, wo die Internodien des Blütensprosses gestaucht und deren Blattscheiden ineinander geschachtelt sind, wo die Deckblattwirtel des Galbulus aufhören und die Blattwirtel des Blütensprosses anfangen.

Die Deckblätter

der weiblichen Blüten sind in ihren ersten Anlagen den Blattprimordien einer jungen vegetativen Knospe völlig gleichwertig. Später entwickeln sie sich aber in inniger Beziehung zu ihrer Funktionen als Schutzmittel der unreifen und als Verbreitungsmittel der reifen Samen. Nach dieser letzteren Richtung lassen sich zwei Formenreihen unterscheiden, Arten mit flügelartig erweiterten trockenhäutigen Deckblättern und Arten mit fleischig verdickten, mit Zucker reich versehenen, durch auffallende Farben ausgezeichneten Brakteen, also an Wind- und Tierverbreitung angepaßte. Schon früh ist an den Brakteen kenntlich, ob sie die eine oder die andere

Richtung einschlagen werden, indem erstere einen häutigen Rand haben, letztere schon früh knorpelig werden. Die Arten mit fleischigen Brakteen bilden meist rote, selten gelbe oder weiße Scheinbeeren aus.

Nach dieser Beschaffenheit der Brakteen kann man die *Ephedra*-Arten einteilen in:

Alatae mit flügelartig erweiterten, trocknen Brakteen.
Asarcae mit trocknen, kaum geflügelten Brakteen.
Pseudobaccatae mit fleischigen Brakteen.

Die *Asarcae* halten etwa die Mitte zwischen den beiden anderen Gruppen, stehen aber den *Alatae* wohl am nächsten.

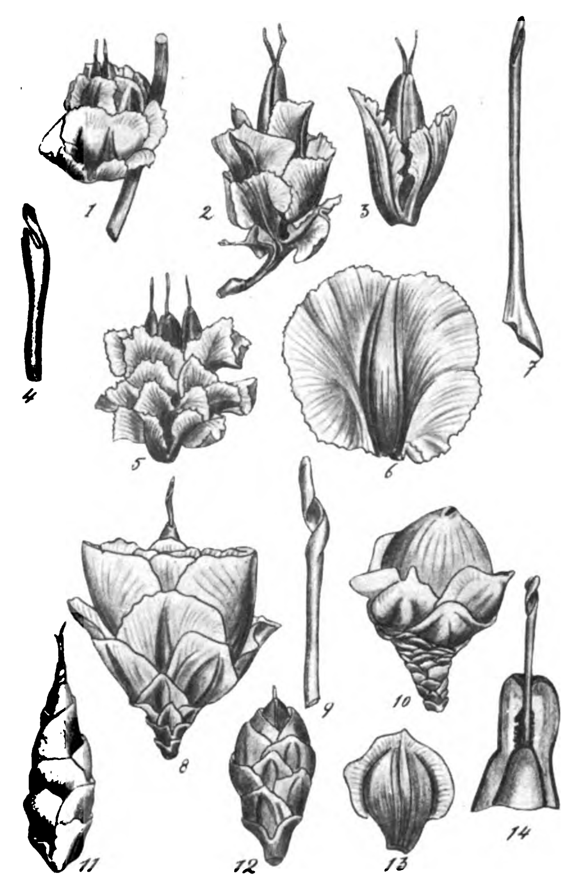


Fig. 179. Früchte und Deckblätter von Ephedra, nach Zapf. 1 Fruchtzäpfchen von E. alata var. alenda. 2 Idem von E. alata var. Decaisnei. 3 Samen mit dem innersten Deckblattpaar derselben. 4 Tubulus von E. strobilacea. 5 Reifes Fruchtzäpfchen derselben. 6 Deckblatt aus einem Fruchtzäpfchen von E. alata var. alenda. 7 Tubulus derselben. 8 Reifes Fruchtzäpfchen von E. trifurca. 9 Tubulus derselben. 10 Reifes Fruchtzäpfchen von E. californica. 11 Junges Fruchtzäpfchen von E. trifurca. 12 Junges Fruchtzäpfchen von E. californica. 13 Deckblatt aus einem inneren Wirtel eines jungen Fruchtzäpfchens derselben. 14 Spitze eines sehr jungen Samens mit Tubulus derselben, aufgeschnitten. Von den hier abgebildeten Arten gehören: alata, strobilacea und trifurca zu den Alatae, californica zu den Asarcae. Für eine Frucht aus der Sektion Pseudobaccatae vergl. E. fragilis, Fig. 180, 9.

Stapf gibt folgende Einteilung:

I. *Alatae.*
  a) *Tropiodolepides* (*Gerontogeae*): 1. *E. alata* (var. *Decaisnei*, var. *alenda*), 2. *strobilacea*, 3. *Przewalskii*.
  b) *Habrolepides* (*Neogeae*): 4. *E. trifurca*, 5. *Torreyana*, 6. *multiflora*.

II. *Asarcae*: 7. *californica*, 8. *aspera*.

III. *Pseudobaccatae.*
  a) *Scandentes*: 9. *E. altissima* (var. *algerica*, var. *mauritanica*), 10. *foliata* (var. *ciliata*, var. *Aitchisoni*, var. *polylepis*), 11. *alta*, 12. *fragilis* (var. *Desfontainii*, var. *campylopoda*).

b) *Pachycladae*: 13. *E. pachyclada*, 14. *sarcocarpa*, 15. *intermedia* (var. *Schrenkii*, var. *glauca*, var. *tibetica*, var. *persica*).

c) *Leptocladae*: 16. *E. helvetica*, 17. *distachya* (var. *monostachya*, var. *media*, var. *tristachya*), 18. *monosperma*, 19. *Gerardiana* (var. *Wallichi*, var. *saxatilis*, var. *sikkimensis*), 20. *Nebrodensis* (var. *Villarsii*, var. *procera*), 21. *equisetina*.

d) *Antisyphiliticae*: 22. (*E. nebrodensis*, var. *pluribracteata*, var. *paucibracteata*), 23. *antisyphilitica*, 24. *americana* (var. *Humboldtii*, var. *andina*, var. *rupestris*), 25. *gracilis*, 26. *Tweediana*, 27. *triandra*, 28. *ochreata*.

Incertae sedis: 29. *E. lamotolepis*, 30. *E. dumosa*, 31. *E. patagonica*.

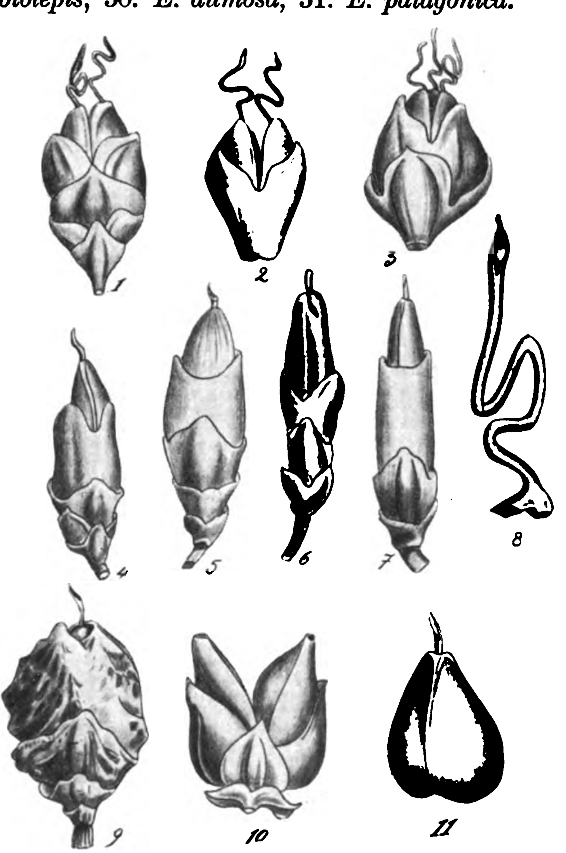


Fig. 180. ♀ Blüten und Infloreszenzen von Ephedra der Sektion Pseudobaccatae, nach STAPF. 1 Fruchtzäpfchen von E. intermedia var. glauca. 2 Samen mit dem äußersten Deckblattpaar derselben. 3 Fast reifes Fruchtzäpfchen derselben. 4 Einsamiges Fruchtzäpfchen von E. fragilis var. campylopoda. 5, 6, 7 junge Fruchtzäpfchen derselben. 8 Tubulus von E. intermedia var. glauca. 9 Reifes Fruchtzäpfchen von E. fragilis var. campylopoda. 10 Zweisamiges, fast reifes Fruchtzäpfchen von E. pachyclada. 11 Same von E. aspera.

Die weiblichen Blüten.

Die Zäpfchen sind 1—2- oder 3-blütig, konstant 1-blütig nur bei *E. californica* (Fig. 179, 10), *aspera* und *trifurca* (Fig. 179, 8, 11).

Die weibliche Blüte besteht aus einem Nucellus, der von einem zu einem griffelartigen Organ auswachsenden Integument umgeben ist (Fig. 179, 14), welches seinerseits wieder von einer integumentartigen dicken Hülle umgeben wird. Ueber diese ragt der griffelartige Teil des Integumentes hervor. Die äußere Hülle wird später zur harten Schale, welche den Samen einhüllt.

Wir können also sagen, daß die ♀ Blüte von *Ephedra* besteht aus
a) Nucellus (mit Pollenkammer und Makrospore),
b) griffelartigem Integument,
c) der Schale.

Alle Autoren, abgesehen von den ganz alten, sind darüber einig, daß a) den Nucellus, b) ein Integument darstellt.

Ueber die morphologische Bedeutung der Schale sind aber mancherlei Meinungen ausgesprochen worden.

1) VAN TIEGHEM betrachtet die Schale als ein Karpell, dessen Ränder verwachsen sind, und welches das Ovulum auf seiner Ventralseite trägt.

2) Nach STRASBURGER (Die Coniferen und die Gnetaceen) entsteht die Schale aus der transversalen Verwachsung des ersten und einzigen Blattpaares des Tragzweigleins, eine Meinung, welche von BERTRAND (Téguments séminaux des Gymnospermes) geteilt wird.

3) STRASBURGER sieht aber später (Die Angiospermen und die Gymnospermen) die Schale einfach als ein zweites Integument an.

In seinen Recherches embryologiques sur l'Ephedra helvetica kommt JACCARD zu folgender Auffassung:

4) Die Schale hat Blattnatur und repräsentiert wahrscheinlich das verwachsene erste Blattpaar des Tragzweigleins.

Zu diesem Resultate gelangt er,
a) weil die Struktur anfänglich genau dieselbe ist wie die der anderen Knospenblätter,
b) weil Stomata auf beiden Flächen vorhanden sind,
c) weil das Parenchym an seiner Insertionsstelle genau so differenziert ist wie bei den Blättern der Knospe,
d) weil die Schale zwei Gefäßbündel erhält,
e) weil auf dem letzten Brakteenpaare genau solche Papillen wie auf der Schale vorkommen.

Diese Gründe scheinen mir in der Tat sehr für die Blattnatur dieses Organs zu sprechen, weniger die Gründe, welche JACCARD dafür anführt, daß die Schale aus 2 verwachsenen Blättern bestehen soll, wogegen, wie er selbst sagt, der Umstand spricht, daß die Schale nur 2 Gefäßbündel erhält, während jedes Blatt deren zwei empfängt. Wäre also die Schale aus der Verwachsung zweier Blätter hervorgegangen, so müßte sie 4 Gefäßbündel erhalten.

Nach JACCARDS Auffassung ist die Schale aber kein Ovarium, sondern eine Art Perigon, hervorgegangen aus der Verwachsung zweier Brakteen. Nach VAN TIEGHEMS späterer Auffassung (Traité de Botanique) ist sie ein Ovar, hervorgegangen aus der Verwachsung zweier Karpelle, und bei *Ephedra* ist also die Blüte von einer nackten *Angiospermen*-Blüte nur dadurch verschieden, daß nicht das Ovar, sondern das Integument den pollenauffangenden Apparat bildet. Letztere Meinung wird von WETTSTEIN geteilt, der aber meint, daß nur ein einfaches Fruchtblatt vorliegt.

Nach GOEBEL ist es „von keiner großen Bedeutung", ob man von einem Ovar oder von einem äußeren Integument spricht.

Die Sache ist nicht leichter geworden, nachdem LAND bei *Ephedra trifurca* nachgewiesen hat, daß das Integument aus 2 Stücken entsteht und 2 rudimentäre Bündel hat, die Schale aus 4 Stücken zusammengesetzt ist und 4 rudimentäre Bündel aufweist.

Beachtet man aber, daß die männliche *Welwitschia*-Blüte, welche als Rudiment des ♀ Geschlechts im Zentrum noch ein Ovulum trägt, ein vierblätteriges Perianth hat und das rudimentäre Ovulum ein zwei-

lappig[1]) sich entwickelndes pollenauffangendes Integument, so liegt es auf der Hand, anzunehmen, daß die aus 4 Stücken entstehende Schale von *Ephedra* einem Perianth entspricht.

Wir kommen dann zu folgender Auffassung der ♀ *Ephedra*-Blüte. Sie besteht

a) aus einem Nucellus,
b) aus einem das Pollen auffangendem Integument,
c) aus einem glockenförmigen Perianth.

Dies steht also in vollem Einklang mit der Meinung JACCARDS, daß die ♀ *Ephedra*-Blüte ein terminales Ovulum ist, umgeben von einem Perigon.

Für diese Auffassung spricht auch der Umstand, daß nach ihr die ♀ und ♂ *Ephedra*-Blüte denselben Bau zeigen, soweit dies bei einer ♀ und ♂ Blüte überhaupt möglich ist.

Wir haben also jetzt 2 Annäherungen zu Angiospermie im Pflanzenreich kennen gelernt:

1. *Bennetites.* Das terminal auf einem Blatte inserierte Ovulum fängt mittels seines Integuments den Pollen auf und wird geschützt von umgebenden sterilen Sporophyllen oder Brakteen.
2. *Ephedra.* Wie *Bennetites*, nur daß das Ovulum terminal auf einer Achse steht.

Weder *Bennetites* noch *Ephedra* sind aber richtig angiosperm, beiden fehlt ein das Ovulum einhüllendes, den Pollen auffangendes Sporophyll. Mit Recht sagt JACCARD: „Anatomiquement gymnosperme, l'*Ephedra* est angiosperme au point de vue physiologique et les deux enveloppes de sa fleur femelle remplissent d'une manière parfaite le rôle dévolu an pistil dans les plantes supérieures qui est de retenir le pollen, de conduire le tube pollinique, et de constituer autour de la graine en formation une enveloppe hermétique.“ Dieselben Worte würden für *Bennetites* gelten.

Die über das Perianth hervorragende Integumentspitze von *Ephedra*, der sogenannte Tubulus, ist eine gerade oder schraubenförmig gedrehte Röhre, mit schief abgestutztem oder mehr oder weniger zungenförmig vorgezogenem Saume, der selten ganz, meist in kleine Läppchen oder Zähnchen verbreitert ist. Die Zunge ist bald flach ausgestreckt, bald schief, aufrecht oder eingedreht (vergl. Fig. 179, 4, 7, 9, 14; Fig. 180, 8).

Das Perianth wird später zart lederig und dunkler bis schwarz und bildet den eigentlichen Schutz für den Samen, das Integument nimmt an der weiteren Entwickelung keinen Anteil, es trocknet ein und umschließt als zartes Häutchen den eigentlichen Samen.

So wie bei *Taxus*, wird der Pollen von einem Flüssigkeitstropfen, der verdunstet, in die Mikropyle hineingesogen.

Betrachten wir jetzt einmal die x-Generation, und zwar an der Hand der vorzüglichen Arbeit LANDS über *Ephedra trifurca*, publiziert in der Bot. Gaz., Bd. 38 und 44.

Die männliche x-Generation.

Etwa 1 Monat nach deren Bildung, und zwar ungefähr am 12. März teilte sich die Mikrosporenmutterzelle, es fand demnach die Reduktions-

1) Wenigstens wahrscheinlich, denn vom Ovulum der ♀ Welwitschia-Blüte sagt PEARSON (Phil. Trans. Vol. 198, p. 194): „The integument next appears as an equal ring it eventually becomes sligthly and unequally lobed in the anterio-posterior plane, each lobe being further incised.“



teilung statt; das ist also bloß eine kurze Ruheperiode. Die Zahl der Chromosomen in der x-Generation beträgt 12. Nach der Reduktionsteilung erfolgt sofort die zweite Teilung, womit die Mikrosporen gebildet sind, welche noch innerhalb der Mutterzelle ovale Form annehmen. Bald nachher teilt sich der Kern, und es wird die erste Prothalliumzelle gebildet. Die Teilungen verlaufen weiter nach dem *Dioon-Abietineen*-Typus (vergl. S. 69), n i c h t nach dem *Cycas-Gingko-Floralen*-Typus, d. h. also nach folgendem Schema:

0
I
II f
II s
III

Dieses Stadium wird erreicht beim Ausstreuen des Pollens, d. h. so gegen den 15. April. Da die Mikrosporenmutterzelle erst gegen den 15. Februar gebildet ist und die Reduktionsteilung etwa am 15. März stattfindet, ist die Entwickelung eine schnelle. Später in der Pollenkammer angelangt, teilt sich der Kern von IIf in 2 Spermakerne, worüber später.

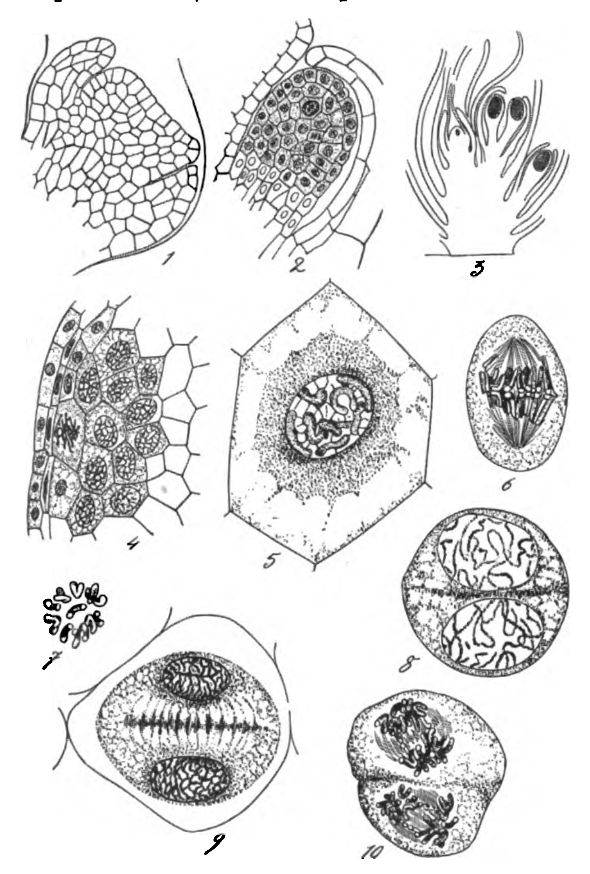


Fig. 181. Ephedra trifurca, nach LAND. 1 Längsschnitt einer Anthere, vom jungen Perianth umgeben. 2 Längsschnitt durch ein Sporangium mit sporogenen Zellen. 3 Längsschnitt durch einen hermaphroditen Strobilus. 4 Längsschnitt eines Teiles eines Sporangiums mit ruhenden Mikrosporenmutterzellen. 5 Mikrosporenmutterzelle, nach der Segmentierung des Spirems. 6 Heterotypische Teilung der Mikrosporenmutterzelle. 7 Polaransicht der Chromosomen in der Anaphase der zweiten Mitose in der Mikrosporenmutterzelle. 8 Prophase der homotypischen Teilung. 9 Späteres Stadium in der Teilung der Mikrosporenmutterzelle. 10 Homotypische Teilung.

Die weibliche x-Generation.

Bei der weiblichen Blüte wird das Integument, wie früher gesagt, durch Verwachsung zweier, das Perianth durch Verwachsung von vier Stücken gebildet (Fig. 182, 2).

Das Integument wächst zur pollenauffangenden Röhre aus, welche weit über das Perianth hervorragt, eine sehr tiefe Pollenkammer wird

gebildet (Fig. 182, 4), so daß der Pollen auf die Prothalliumspitze selber zu liegen kommt, was bei keiner sonstigen *Gymnosperme* der Fall ist.

Die Makrosporenmutterzelle liegt wohl zunächst nahe der Nucellusspitze, wird aber durch Teilung der über ihr liegenden Zellen bald tief in den Nucellus vergraben. Meistens ist nur eine, selten sind zwei oder drei Makrosporenmutterzellen vorhanden, welche sogar zur Makrosporenbildung kommen können; meistens kommt aber nur eine so weit. Bei *E. trifurca* kann die ganze in einer Reihe liegende Makrosporentetrade gebildet werden (Fig. 182, 7), oder es entstehen, indem die Teilung in einer der bei der Reduktionsteilung gebildeten Tochterzellen der

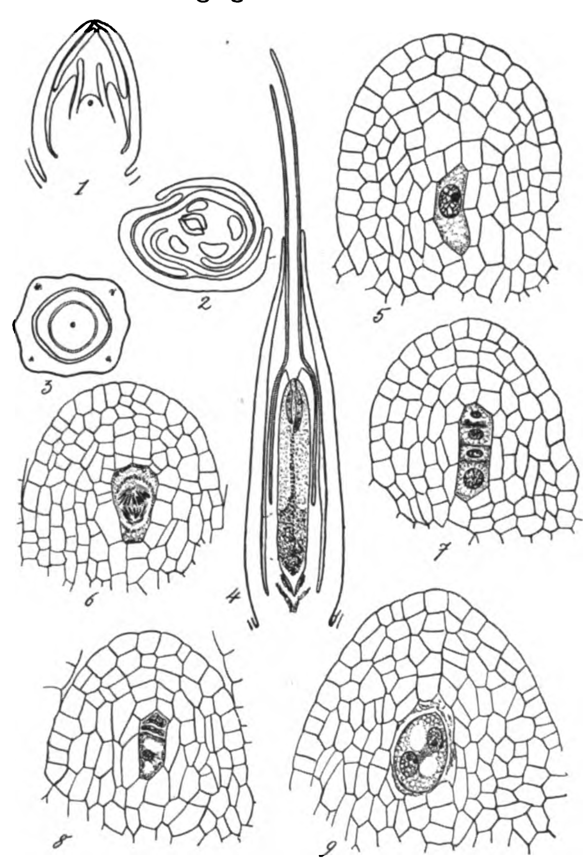


Fig. 182. Ephedra trifurca, nach LAND. 1 Längsschnitt durch einen Makrostrobilus, Nucellus, Integument, Perianth und Brakteen. 2 Querschnitt eines Makrostrobilus oberhalb des Nucellus; im Zentrum die 2 Stücke, welche das Integument bilden, rund herum die 4 Stücke, aus denen das Perianth hervorgeht; weiter nach außen dessen Brakteen. 3 Querschnitt, bedeutend weiter nach unten, die Verwachsung der Teilstücke zeigend; innen Nucellus, dann Integument, dann Perianth. 4 Längsschnitt durch Ovulum, Integument (die lange Röhre) und Perianth. Im Nucellus Prothallium mit Archegonien, die Nucellusspitze schon zerstört, so daß die Archegonien frei zutage liegen. 5 Makrosporenmutterzelle im Ruhestadium. 6 Selbige in Teilung. 7 Die 4 aus ihr gebildeten Makrosporen. 8 Eine Reihe von 3 Makrosporen, die obere Tochterzelle der Makrosporenmutterzelle hat sich nicht geteilt; bloß die untere Makrospore entwickelt sich weiter. 9 Die erste Kernteilung dieser letzteren.

Makrosporenmutterzelle unterbleibt, nur 3 Zellen in einer Reihe (Fig. 182, 8). Stets entwickelt sich bloß die untere Makrospore weiter, ihr Ruhestadium ist sehr kurz. Wie bei der ♂ x-Generation ist die Zahl der Chromosomen in der ♀ 12.

Der Makrosporenkern teilt sich, bis wahrscheinlich 256 freie Kerne vorhanden sind. Dann erscheinen Zellwände (wie, wird nicht beschrieben) und das Prothallium differenziert sich in zwei deutliche Regionen, die der Mikropyle genäherte generative Region und die antipodale oder Ernährungsregion. „The behaviour of the lower part of the gametophyte is strongly suggestive of the same region in *Gnetum Gnemon*, as described by LOTSY", sagt LAND. Die Zellen dieser antipodialen

Region sind nur wenig verlängert und ziemlich regelmäßig, sie differenzieren sich in eine oder zwei äußere, als Haustorium fungierende Schichten und in den übrigen Teil, der als Nährreservoir dient, während im Zentrum einige wenige Reihen dünnwandiger, viel mehr Nahrung als die übrigen enthaltender Zellen gebildet werden, durch welche Region der Suspensor den Embryo hinunter treibt.

Die generative Region hingegen ist sehr locker und hat äußerst dünne Zellwände. Im Zentrum, gerade unter den Archegonien, werden die Zellwände bisweilen erst spät gebildet, die Zellen dieser Region sind stark vakuolisiert und haben nur wenig Inhalt.

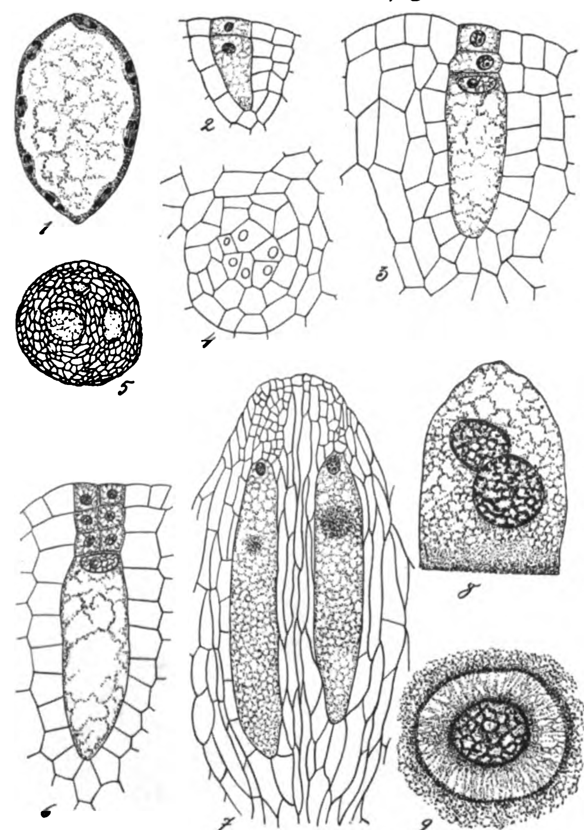


Fig. 183. **Ephedra trifurca**, nach LAND. 1 Die der Entstehung von 64 Kernen vorangehende simultane Mitosis in der Makrospore. 2 Archegon mit primärer Halszelle und Zentralzelle. 3 Archegon, die vergrößerte Zentralzelle und 2 Halszellen zeigend. 4 Querschnitt durch den Hals eines Archegons. 5 Querschnitt durch ein ♀ Prothallium in der Höhe der Zentralzellen, ein großes, ein kleines und ein abortiertes Archegon zeigend. 6 Ein Archegon, etwas älter als das der Fig. 183, 3. 7 Zwei Archegone eben vor der Teilung des Kernes der Zentralzelle. 8 Eikern (unten) und Bauchkanalkern (oben), im Archegon liegend. 9 Das Ei, jetzt im Zentrum des Archegons liegend, von einer verdichteten Cytoplasmazone eingehüllt, erwartet die Befruchtung.

Phylogenetisch ist dieser Unterschied wichtig, indem die generative Region bei *Welwitschia* nie über das Stadium der Endospermschläuche bei *Gnetum Gnemon* [1]) nicht über das freier Kerne hinausgeht. Die Zahl der Archegoninitialen beträgt meistens 2, bisweilen 1, selten 3. Die Zahl der Halszellen ist sehr groß, bis zu 8 Etagen wurden beobachtet, jede Etage zu 4—6 oder 8 Zellen; die Minimalzahl von Halszellen ist wahrscheinlich 32, sie kann aber viel größer sein.

Von allen *Gymnospermen* hat *Ephedra* den längsten Archegonhals, und sie ist weiter die einzige *Gymnosperme,* deren ♀ Prothalliumspitze

1) Zwar meint COULTER, ich hätte mich bei Gn. Gnemon geirrt und Nucellusgewebe für Prothalliumgewebe gehalten, was aber wohl sicher nicht zutrifft, indem das von mir beschriebene Gewebe anfangs mehrkernige Zellen aufweist wie das Prothallium von Welwitschia und nicht wie das Nucellusgewebe vom Anfang an einkernig ist, darüber aber später bei Gnetum.

durch Bildung der sehr tiefen, umgekehrt kegelförmigen Pollenkammer frei wird und den Pollen auffängt. Mantelzellen werden in der gewöhnlichen Weise gebildet und strecken sich bedeutend während des Wachstums des Archegons.

Eine Bauchkanalzelle wird nicht gebildet, wohl aber ein Bauchkanalkern abgeschnitten. Dieser Kern vergrößert sich bedeutend, um den Eikern herum bildet sich eine dichte Plasmazone (Fig. 183, 9), erinnernd an die Plasmaansammlung, welche sich um den Eikern der *Angiospermen* bildet.

Der Pollen nach seiner Ankunft auf dem weiblichen Prothallium.

Bald schwinden die beiden Prothalliumzellen, indem die Exine abge-

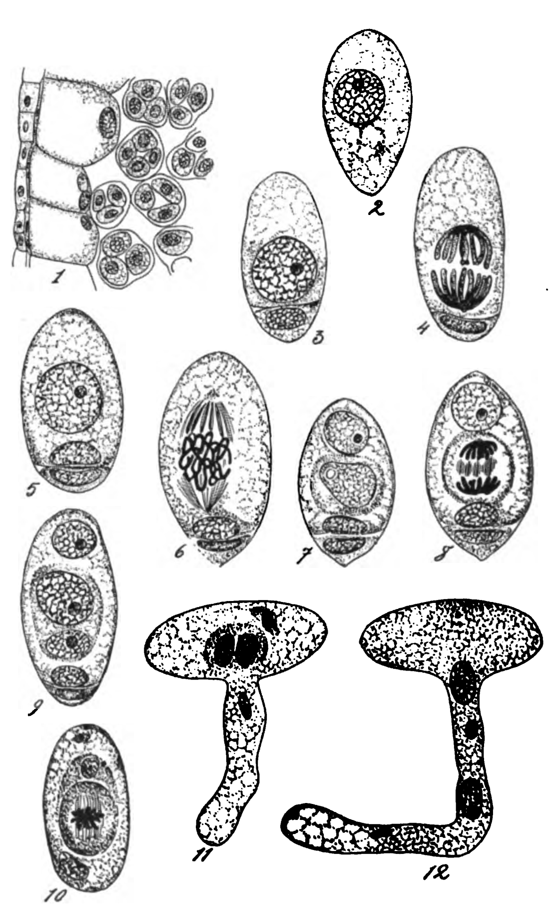


Fig. 184. **Ephedra trifurca**, nach LAND. 1 Stück eines Mikrosporangiums, die vergrößerte Tapetenzellen und die Pollentetraden zeigend. 2 Mikrospore. 3 Mikrospore nach der Bildung der ersten Prothalliumzelle. 4 Bildung der zweiten Prothalliumzelle. 5 Die zwei Prothalliumzellen gebildet. 6 Weitere Teilung. 7 Generative Zelle und Schlauchkern gebildet. 8 Die generative Zelle in Teilung. 9 Körperzelle und Stielzellkern gebildet. 10 Teilung der Körperzelle, oben der Kern der Stielzelle, unten derjenige des Pollenschlauches. 11 Pollenschlauch mit in diesen eintretendem Schlauchkern, die beiden männlichen Kerne in der Körperzelle sichtbar, daneben die Stielzelle. 12 Weiteres Stadium, nahe der Spitze der Schlauchkern, dann der erste ♂ Kern, dann der sehr kleine Stielzellkern und eben in den Pollenschlauch eintretend, der zweite ♂ Kern.

worfen wird, und die Körperzelle teilt sich noch, bevor der Pollenschlauch gebildet ist (Fig. 184, 10). Der Schlauchkern liegt an einer Stelle der Wand, wo nun bald der Pollenschlauch sich bildet. Die männlichen Kerne sind gleichgroß (Fig. 184, 11), die Körperzelle schwindet, und es finden sich dann im Pollenschlauch, da auch die Kerne der Prothalliumzellen rückgebildet sind, der Schlauchkern, gefolgt vom ersten ♂ Kern, der Stielkern und der zweite ♂ Kern (vergl. Fig. 184, 12). Beide ♂ Kerne sind elliptisch. Befruchtung kann schon innerhalb 10 Stunden nach der Bestäubung stattfinden. Da auf so schnelle Befruchtung nicht gerechnet war und die Fixierung des Materiales erst 4 Tage nach der Bestäubung stattfand, wurden nur zwei frühe Befruch-

tungsstadien (Fig. 185, 1, 2) unter 2800! geschnittenen Ovulis aufgefunden.

Der Pollenschlauch dringt zwischen den Halszellen des Archegons durch, nur selten zerstört er diese, und beide ♂ Kerne werden in das Archegon entlassen (Fig. 185, 1). Der eine ♂ Kern verschmilzt mit dem Eikern, und aus dem Zygotekern (Fig. 185, 2) bilden sich durch

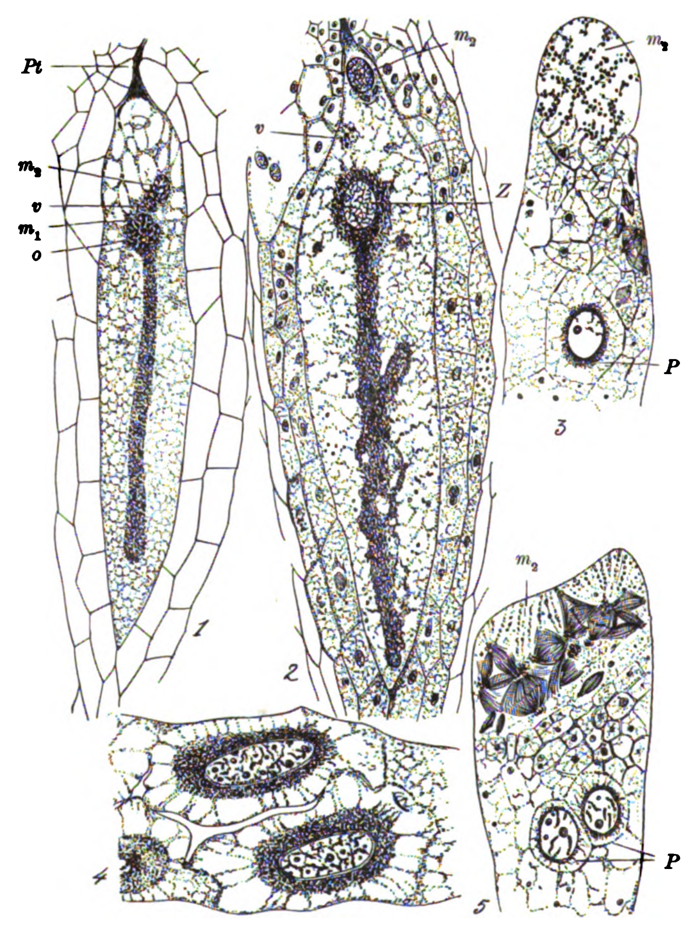


Fig. 185. Ephedra trifurca, nach LAND. 1 Eben befruchtetes Archegon, oben (Pt) das Ende des Pollenschlauches, weiter nach unten zunächst der zweite ♂ Kern (m_2), dann der kleine Bauchkanalkern (v) und dann der Kern, entstanden aus der Fusion von dem Eikern (o), und dem ersten ♂ Kern (m_1). 2 Aelteres Befruchtungsstadium, m_2 zweiter ♂ Kern, v Fragmente des Bauchkanalkernes, Z Zygotenkern. 3 Aelteres Stadium, oben der zweite ♂ Kern (m_2), darunter verschiedene kleinere Zellen verschiedener Herkunft, unten ein Proembryo (P). 4 Proembryonen. 5 Aelteres Stadium wie Fig. 185, 3. Reste des zweiten ♂ Kernes (m_2), kleine ephemere Zellen und zwei funktionierende Proembryonen (P) zeigend.

Teilung acht freie Kerne, von denen sich 3—5 der größten mit Plasma und Wand umgeben und Embryonen bilden (Fig. 185, 3—5).

Bald nach der Befruchtung schwinden die Wände der Mantelzellen, und das Plasma des Mantels mischt sich mit dem des Eies (Fig. 186, 2). Kurz bevor diese Wände geschwunden sind, sind die Mantelzellen

binukleär geworden, entweder mitotisch oder amitotisch. Bisweilen werden sie nicht binukleär, sondern ihr Kern tritt ohne weiteres in das Ei ein, wo er, sich mit Plasma umgebend, dem Eikern sehr ähnlich werden kann und so dazu verführt, daß man an Apogamie denkt. Dadurch haben sich nach LAND die Autoren des Aufsatzes in der New. Phyt., Vol. 6, pp. 128—134, 167—174 trügen lassen, wo sie neben den gewöhnlichen Embryonen bei *E. distachya* Embryonen hervorgehen lassen aus der Fusion zweier Kerne zerbrochener Mantelzellen oder gar durch Hineinwachsen von Mantelzellen in das Archegon.

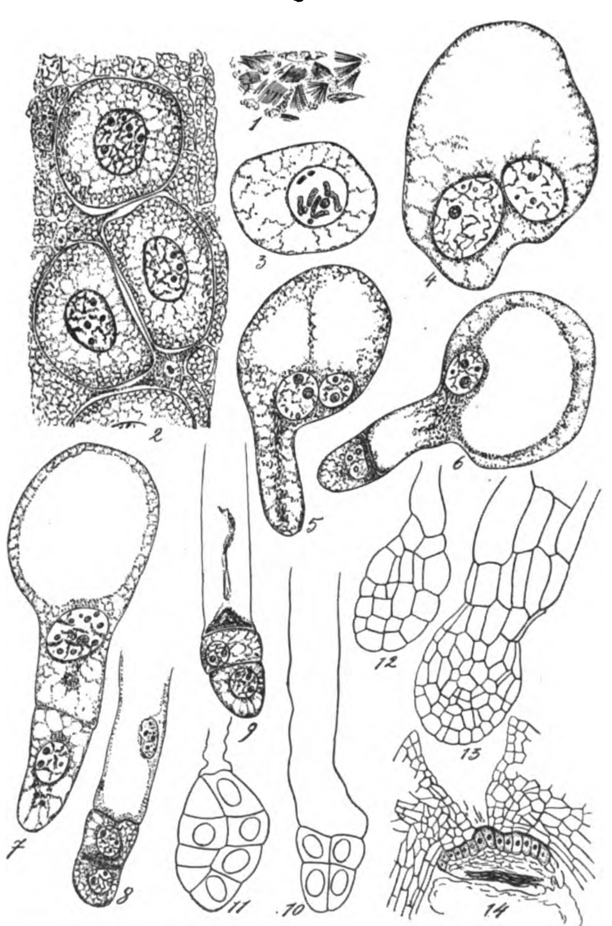


Fig. 186. **Ephedra trifurca**, nach LAND. 1 Degenerierende Mantelzellen. 2 Drei aus fünf funktionierenden Embryonen; neben dem oberen links Kerne, von Mantelzellen herrührend, in das Eiplasma eingedrungen. 3 Proembryo vor der Bildung des Suspensors; der Kern wird sich bald teilen. 4 Proembryo mit zwei freien Kernen und zwei Papillen, von denen der größere den Anfang des Suspensors darstellt. 5 Proembryo mit Suspensor, der größere Kern ist derjenige der Embryoinitiale, der kleinere wird zum Suspensorkern. 6 Die Embryoinitiale, von der Spitze des Embryoschlauches abgeschnitten. 7 Etwas älteres Stadium. 8 Teilung der Embryoinitiale. 9 Etwas älteres Stadium. 10—15 (mit Ausnahme von 14) Weitere Entwickelung des Embryos, bei 12 und 13 Anfang der Bildung der sekundären Suspensoren. 14 Bildung des die Pollenkammer verschließenden Pfropfens.

In der Spitze des Archegons entsteht eine ephemere Masse sehr kleiner Zellen, welche bald durch die Embryonen verbraucht wird und die also **physiologisch** dem Endosperm der *Angiospermen* vergleichbar ist. Diese kleinen Zellen (Fig. 185, 3, 5) sind wahrscheinlich das Produkt des Chromatins des zweiten männlichen Kernes und das von einigen der Mantelzellen.

Sobald dieses physiologische Endosperm verbraucht ist, runden sich die funktionierenden proembryonalen Zellen ab. Der Kern einer solchen Proembryozelle teilt sich, der eine ist kleiner als der andere (Fig. 186, 4),

zwei Papillen entstehen in deren Nähe (Fig. 186, 4), von denen sich jedoch nur diejenige, welche dem größeren Kern gegenüberliegt (Fig. 186, 5), zum Suspensorschlauch verlängert, während die andere wieder schwindet. In dem Suspensorenschlauch tritt sofort der größere Kern ein, und sobald er deren Spitze erreicht hat, wird oberhalb ihm eine Querwand gebildet (Fig. 186, 6). Er wird damit zum Embryokern, der zweite Embryokern tritt als Suspensorkern ebenfalls in den Suspensorschlauch ein (Fig. 186, 7), degeneriert aber später (Fig. 186, 8). Der Suspensor verlängert sich schnell und drückt die Embryoinitiale in das Prothallium hinein. Dieser

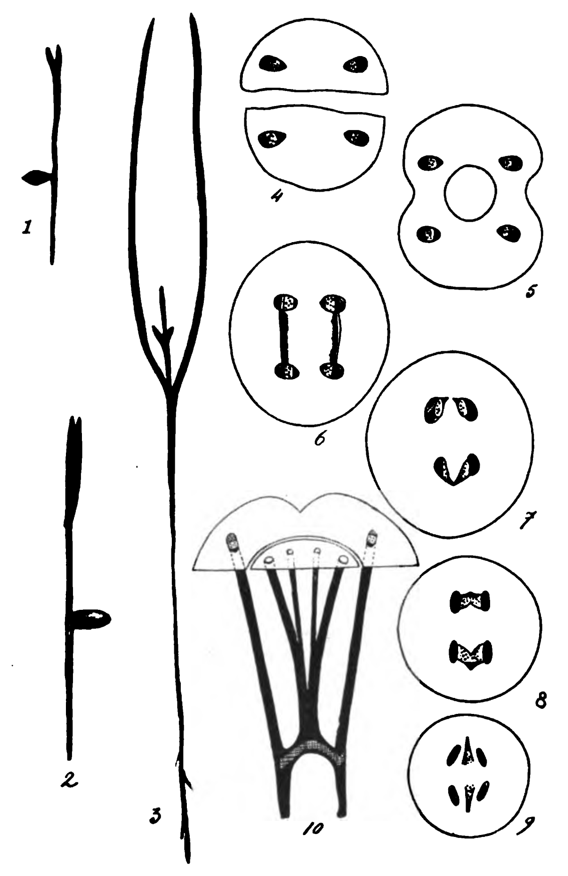


Fig. 187. Keimlinge von Ephedra, nach HILL und DE FRAINE. 1 Junger Keimling von E. distachya. 2 Etwas älterer von E. fragilis. 3 Noch älterer Keimling von E. campylopoda, die stark verlängerten Kotyledonen und die Plumula zeigend. 4 Querschnitt durch die Kotyledonen oberhalb der Kotyledonarröhre. 5 Querschnitt durch die Kotyledonarröhre. 6 Querschnitt durch den oberen Teil des Hypokotyls. 7 Querschnitt weiter unten durch das Hypokotyl, die zwei je einem Kotyledon angehörigen Stränge nähern sich und vereinigen ihre Protoxylemmassen. 8 Die Annäherung weiter fortgeschritten, so daß die Metaxylemmassen ebenfalls verschmelzen und die Protoxylemmassen exarch zu liegen kommen. 9 Querschnitt durch die Wurzel. In Fig. 4—9 ist das Protoxylem tiefschwarz, das Metaxylem punktiert und das Phloem schraffiert; die die Gefäßbündelstränge verbindenden Striche der Fig. 6 sind Transfusionstracheiden. Fig. 10 Diagramm des Verlaufes der Bündel in einer Hälfte des Keimlings, links und rechts je ein Kotyledonarbündel, in der Mitte die Plumulabündel.

Suspensor wird jedoch nie länger als 3,1 mm, die Initiale teilt sich nun und bildet den Embryo, dessen dem Suspensor am nächsten liegende Zellen zum sekundären Suspensor („le columelle" von JACCARD) werden.

Die Prothalliumspitze ist inzwischen meristematisch geworden, bildet einen Pfropfen zum Verschluß der Pollenkammer (Fig. 186, 14) und verhindert dadurch das Vordringen der Embryonen in die Pollenkammer.

Wie bei den *Coniferen* teilt sich also der Zygotekern in eine Anzahl Proembryokerne, während sich diese aber bei den *Coniferen* an der Basis des Archegons ansammeln und zusammen den Embryo bilden, tut jeder (oder ein großer Teil derselben) dies hier für sich.

Die Keimung

kann schon in Strobilis, in feuchter Watte verpackt, stattfinden, eine Ruheperiode ist demnach nicht nötig. Der Keimling stellt nach STAPF einen walzenförmigen oder kurz- und dickspindeligen Körper dar, welcher aus den beiden eng aneinanderschließenden Kotyledonen (welche in ihrem Grunde den flachen Achsenscheitel bergen) und dem hypokotylen Stengelgliede, sowie der kurzen Radicula besteht. Der Keimling liegt axil im Samen. Nachdem die Samenschale nach Erschöpfung des Nährgewebes abgeworfen ist, breiten sich die Kotyledonen aus, und es beginnt die Entwickelung der Plumula, deren unterste Internodien sich schnell strecken. Die Kotyledonen wachsen noch Wochen hindurch und werden bis 4 cm lang. Ihnen fällt, da schon die ersten Blätter der Hauptachse auf scheidig verwachsene Schuppen reduziert sind, noch lange die Photosynthese zu. Die Kotyledonen aller Arten besitzen zwei ungefähr in der Mitte verlaufende, einander genäherte Gefäßbündelstränge.

Zehnte Vorlesung.

Die Gnetales II.

Nachdem wir also gesehen haben, daß die *Ephedraceen* zweifellose *Archegoniaten* und *Gymnospermen* sind, wollen wir, bevor wir die Phylogenie der *Gnetales* zu ermitteln suchen, erst die beiden anderen Familien derselben kennen lernen und fangen diese mit den

Welwitschiaceae

an, welche ebenfalls nur eine Gattung umfassen, *Welwitschia*, welche überdies monotypisch ist, so daß sich unsere Betrachtungen auf

Welwitschia mirabilis

beschränken. Diese Pflanzen, deren Habitus aus untenstehenden, nach frisch importiertem, noch lebendem Materiale gezeichneten Bilde hervor-

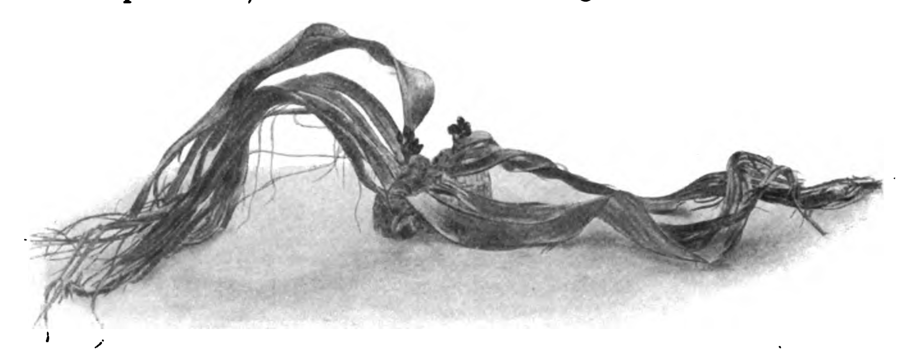


Fig. 188. Welwitschia mirabilis, nach einem frischimportierten, von Wex in Hamburg gekauften Exemplar, jetzt im Reichsherbar zu Leiden.

gehen mag, ist auf einen schmalen Streifen von Wüstengebiet in der Nähe der Küste in Südwestafrika zwischen dem 16. und 23. Grad südlicher Breite beschränkt.

Die erste Mitteilung über diese sonderbare Pflanze, welche Europa erreichte, befand sich in einem Briefe von Dr. Friedrich Welwitsch, ihrem Entdecker, an Sir William Hooker, datiert 16. August 1860

St. Paul's Loanda. Dieser Brief wurde sofort der Linnean Society mitgeteilt und in deren Journal of Proceedings (Vol. 5, p. 182) veröffentlicht.

Bevor wir etwas aus diesem Briefe mitteilen, sei einiges über diesen großen botanischen Sammler gesagt. FRIEDRICH WELWITSCH wurde am 5. Februar 1806 in Maria-Saal bei Klagenfurt in Kärnten als Sohn eines Gutsbesitzers geboren. Von seinem Vater nach Wien geschickt, um Jura zu studieren, kam er dieser Aufgabe, indem er sich ganz der Botanik widmete, so schlecht nach, daß sein Vater seine Zulage zurückhielt, so daß er auf sich selbst angewiesen war und seinen Lebensunterhalt mit Theaterkritik verdiente. Im Jahre 1836 promovierte er in der Medizin auf Grund einer Dissertation über die *Nostoccaceen* von Niederösterreich. 1839 nahm er einen Auftrag der Unio Itineraria von Württemberg, der er als Mitglied angehörte, an, um die Azoren und die Cap-Verdischen Inseln botanisch zu untersuchen, blieb aber unterwegs in Lissabon stecken, wo er mit Ausnahme kurzer Reisen nach Paris und London bis 1853 verblieb. Dort wurden seine botanischen Kenntnisse sehr gewürdigt, und er wurde u. a. zum Direktor der Botanischen Gärten von Lissabon und Coimbra ernannt, untersuchte einen großen Teil Portugals und schickte wenigstens 11000 Exemplare an die Unio Itineraria.

Im Jahre 1851 beschloß die Portugiesische Regierung, ihre Besitzungen an der Westküste Afrikas naturwissenschaftlich zu untersuchen, wozu Dr. WELWITSCH auserkoren wurde, der noch im selben Jahre nach London zog, um sich auf diese Reise vorzubereiten. Am 10. April 1852 wurde er für diese Reise bestimmt, reiste am 8. Aug. 1853 ab und blieb etwa 7 Jahre in Afrika. Er erreichte Loanda, die Hauptstadt Angolas, am 30. Sept. 1853. Er verbrachte fast ein Jahr mit der Erforschung der Küstenzone und reiste am 10. Sept. 1854, den Lauf der Bengo folgend, nach dem Innern ab, zur Erforschung des Gebirgsdistrikts Golungo Alto, wozu er 2 Jahre verwendete, und wo er einige Wochen mit LIVINGSTONE verbrachte. Am 11. Okt. 1856 verließ er Golungo Alto und erreichte Pungo Adongo am 18. Okt., wobei er durch die Gegend der Schwarzen Felsen, dem Presidio des Pedras Negras kam. Die jährliche Schwärzung dieser 600 Fuß hohen Granitfelsen wird nach jeder Regenzeit von dem außerordentlichen Wachstum der *Cyanophycee Scytonema geographicum* bedingt. Pungo Alto nennt er einen botanischen Garten, in der Form eines großen Parkes, der die interessantesten Vegetationsschätze enthält, sowohl von verschiedenen tropischen und subtropischen Gegenden, wie von endemischen Typen. Von dort drang er durch endlose Urwälder bis zu den Fällen des Cuanzastromes vor, welche er am 12. März 1857 erreichte. Dieser etwa 250 Meilen von der Küste gelegene Punkt war der östlichste, den er erreichte. Am 11. Juni 1857 traf er wieder in Golungo Alto ein, und erreichte, vom Fieber geschwächt, am 7. Sept. 1857 Loando. Im Juni 1858 fertigte er eine Mappa Phytographica des bereisten Gebietes an, welche in dem nichtoffiziellen Teil des „Annals do Conselho Ultramarino" publiziert wurde. Bis Juni 1859 war die wichtigste Reise eine im Sept. 1858 unternommene Exkursion in dem Libongo-Distrikt nördlich von Loanda. Von dort unternahm er Forschungen in anderer Richtung. Er beabsichtigte, die littorale Region von Benguela und Mossamedes zu untersuchen, dehnte aber glücklicherweise seine Reise weiter aus. Nachdem er eine kurze Zeit in Benguela (12° 30' s. B.) verbracht hatte, ging er übers Meer nach Mossamedes (Little Fishbay 15° s. B.) und

ging der Küste entlang bis Kap Negro, in deren Nähe er *Welwitschia* entdeckte. Der Eindruck dieses sonderbaren Gewächses war, wie er sagte, ein so überwältigender, daß er bloß auf dem glühend heißen Boden knieen konnte und es anstaunen, halb in Angst, daß ein Berühren der Pflanze ihm dartun würde, daß er träumte.

Am 16. Aug. 1860 schreibt er an Sir WILLIAM HOOKER in einem Briefe, der in Vol. V des Journals of the Proceedings of the Linnean Society, p. 182—187 publiziert wurde, folgendes: „Mehrere Meilen, bevor man Kap Negro erreicht, erhebt sich die Küste bis etwa 3—400 Fuß und bildet ein ununterbrochenes Hochplateau, welches sich etwas über 6 Meilen ins Innere erstreckt und so flach wie ein Tisch ist. Dieses Tafelland besteht aus kalkartigen Tuffen und Tonschichten, ist überall mit lockeren Sandsteinstücken bedeckt und enthält eine dürftige, aber sehr interessante Flora. Besonders merkwürdig war ein Zwergbaum mit einem oft 4 Fuß Durchmesser erreichendem Stamme, welcher sich nie höher als 1 Fuß über den Boden erhob, und welcher sein ganzes Leben hindurch, das über ein Jahrhundert dauern dürfte, die beiden holzigen Blätter, welche er bei der Keimung bildete, beibehält und nie andere macht. Die ganze Pflanze gleicht einem 1 Fuß hohen runden Tische, der über den ziemlich harten sandigen Boden hervorragt; die beiden gegenständigen Blätter (oft 1 Klafter lang und 2—2½ Fuß breit) breiten sich über den Boden aus und sind in zahlreiche bandartige Segmente zerschlitzt.“

WELWITSCH teilt weiter mit, daß er die Pflanze nach Europa bringen werde, gibt eine kurze Diagnose, sagt, daß sie von den Eingeborenen N'tumbo genannt wird, und es sich deswegen vielleicht empfehlen werde, sie *Tumboa* zu nennen, er macht auf Merkmale, welche an *Abietineen*, *Proteaceen* und *Casuarineen* erinnern, aufmerksam und meint, es liege der Typus einer neuen Familie vor. Im Januar 1861 kam WELWITSCH mit seiner Riesensammlung nach Lissabon zurück und erhielt 1863 die Erlaubnis der portugiesischen Regierung, zur Bearbeitung seines Materials nach England zu gehen, wofür er ein Tagegeld von 40 Mark erhielt. Am 20. Okt. 1863 erreichte er London. Am 28. Dez. 1864 schrieb ihm die portugiesische Regierung, er sollte sich etwas beeilen und mitteilen, wann er meinte fertig zu sein, und am 20. Dez. 1865 erhielt er den Auftrag, zurückzukehren oder definitiv zu sagen, wie lange er noch in England bleiben müßte. Am 16. Febr. 1866 weigerte sich die portugiesische Regierung, ihm noch länger Salär zu zahlen. WELWITSCH blieb aber auf eigene Kosten in London, wo er am 20. Okt. 1872 verschied und wo er am 24. in Kensal Green Cemetery begraben wurde. Auf seinem Grabstein findet sich unter einer in Relief gemeißelten *Welwitschia* folgende Inschrift:

FREDERICUS WELWITSCH M. D.
Botanicus Eximius,
Florae Angolensis Investigatorum Princeps.
Nat. in Carinthia 25.[1]) Febr. 1806.
Ob. Londini 20. Oct. 1872.

Drei Tage vor seinem Tode bestimmte er, daß das British Museum das Recht haben solle, die Originalexemplare seiner Sammlungen zu kaufen. Die portugiesische Regierung forderte aber Auslieferung seiner sämtlichen Sammlungen als Eigentum des Staates; die Sache kam vor

1) Soll sein 5.

Gericht, welches der portugiesischen Regierung recht gab, aber meinte, man sollte sich verständigen. So kamen denn die Originale nach Lissabon, die „zweitbeste“ Sammlung aber nach South-Kensington. Sie wurde von HIERN in dem bekannten Catalogue of the African plants, collected bei Dr. FRIEDRICH WELWITSCH in 1853—61, publiziert, dessen erster Teil 1896, dessen sechster 1900 erschien, womit nur erst die *Dikotylen* dieser Riesensammlung bearbeitet waren.

Noch einige Monate bevor die von WELWITSCH gesammelten Exemplare ihn erreichten, erhielt Sir WILLIAM HOOKER im Herbst 1861 eine Skizze und einen Kegel von *Welwitschia* von Herrn THOMAS BAINES, einem Maler, der damals im Damaraland reiste. Die Sendung erreichte England im schlechtesten Zustande, und die Skizze war mehr malerisch als genau. Die Pflanze wurde von Mr. BAINES als Tumbo bezeichnet, mit demselben Namen wurden aber auch *Aloe*-Blätter dieser Sendung belegt.

Sofort schrieb Dr. J. D. HOOKER über diese Sendung an WELWITSCH, bat ihn, sein Material jetzt unverzüglich zu senden, und versprach, es seiner Bitte gemäß zu bearbeiten. Er machte ihn weiter darauf aufmerksam, daß der von ihm vorgeschlagene Name Tumbo offenbar zur Bezeichnung mehrerer Pflanzen von den Eingeborenen benutzt werde, und schlug deswegen vor, die Pflanze *Welwitschia mirabilis* zu nennen, womit sich WELWITSCH einverstanden erklärte.

Der Name *Tumboa* für unsere Pflanze rührt von WELWITSCH her, wurde aber von ihm auf HOOKERS Bitte eingezogen, und scheint früher als *Welwitschia* verwendet zu sein (vielleicht in Bot. Magazine (3) Vol. 19, London 1863?), weswegen jetzt aus Prioritätsgründen *Tumboa Bainesii* benutzt wird. Wie richtig dies nun im allgemeinen sein mag, so scheint mir der Name *Welwitschia mirabilis*, der einem vieljährigen Erforscher Afrikas zur Ehre gegeben wurde, doch den Vorzug zu verdienen vor einem Namen, der zur Ehre eines Malers gegeben wurde, der die Pflanze zufällig fand, sie unrichtig darstellte und deren Teile mit *Aloe*-Blättern verpackte, so daß das Material verfault in Europa ankam. Will man dies Sentimentalität nennen, so bleibt doch bestehen, daß in dem grundlegenden Artikel HOOKERS, worin die Pflanze richtig als *Gnetale* erkannt wurde, die Pflanze als *Welwitschia mirabilis* bezeichnet wurde. So mag sie denn wenigstens in diesem Buche auch weiter so heißen.

Es sind jetzt zwei Fundorte der *Welwitschia* bekannt[1]), der eine liegt zwischen Mossamedes und dem Cunenestrom und wird nördlich von dem Rio Bero, südlich von dem Rio Coroca begrenzt, erstreckt sich östlich bis zum Fuße der Shella-Berge und reicht im Westen fast bis zum Meere. An diesem Fundorte war es, wo WELWITSCH die Pflanze entdeckte. BAUM bemerkt in der Cunene-Zambesi-Expedition, Berlin 1903, daß die Ostgrenze der *Welwitschia* in diesem Gebiete mit der Ostgrenze der Meeresnebel zusammenfällt.

Der zweite Fundort befindet sich auf dem „Namib“ in der Nähe des Swakopstromes, etwa 400 Meilen südlich des Cunene, die Grenzen dieses Fundortes sind noch nicht sicher festgestellt. Haikamschab (750 Fuß ü. M.), am südlichen Ufer des Swakops, ist wahrscheinlich die Ostgrenze, während das Gebiet sich wahrscheinlich viel weiter nach Süden ausdehnt. Eine Eisenbahnstation, 16 Meilen nördlich von dem Strome und 1500 Fuß überm Meere, wurde wegen der vielen *Welwitschia*, welche in deren Nähe wachsen, „Welwitsch“ genannt.

1) Folgendes ist PEARSON entliehen.

Zwischen diesen beiden, weit voneinander entfernten Fundorten ist die Pflanze nicht bekannt, vielleicht mögen noch neue Fundorte im wenig bekannten zwischenliegendem Gebiete am Fuße der Kaokofeld-Berge angetroffen werden, doch das abweichende Klima dort macht es sehr wohl möglich, daß die beiden Fundorte der *Welwitschia* in der Tat isoliert sind.

Der Namib ist eine steinige wellige Hochebene, die sich zwischen den Kaokofeldbergen und den Sanddünen der Küste erhebt, und wo letztere fehlen, fast bis zum Meere reicht.

Das Klima des Namib und der steinigen und sandigen Strecken westlich und südlich von ihnen ist das einer ausgesprochenen Wüste. Der Regenfall ist sehr gering, und in den meisten Jahren rührt alle Feuchtigkeit nur von Meeresnebeln her. Gleiches gilt für den anderen Fundort der *Welwitschia*. In Walfish Bay, wo der Namib westlich von 60—100 Fuß hohen Sanddünen begrenzt wird, betrug der mittlere jährliche Regenfall in 10 Jahren 0,31 inch = etwa 7,5 Millimeter (!), und die mittlere Zahl der Regentage jährlich 3,4!

Die Ströme Khuiseb, Swakop und Omaruru, welche mit ihren Nebenflüssen das Wasser der östlich vom Namib gelegenen Berge abführen, durchbrechen nur gelegentlich den Sandgürtel um das Meer zu erreichen.

Der Swakopstrom ist meistens im unteren Teile seines Laufes trocken, aber 1892/93, 1896/97 und im Januar 1904 war er kräftig bis an seine Mündung. Der Khuiseb ergoß Wasser ins Meer 1837, 1848, 1849, 1852, 1864, 1880, 1885 und 1893, meistens aber verläuft sein Wasser im Sande etwa 30 Meilen ehe er die Küste erreichen würde.

Beobachtungen in Walfish Bay zeigen, daß täglich ein Feuchtigkeit bringender Südwestwind gegen 12 Uhr mittags anfängt und bis abends weht, wonach absolute Windstille eintritt. Während der Nacht bilden sich über der Dünenzone und über dem Namib dichte niedrig hängende Wolken, welche reichlichen Tau bilden. Das gilt für die ganze Südwest-Küste. Baum sagt, daß in der Wüste südlich von Mossamedes die Pflanzen am Morgen wie in Wasser gebadet aussehen. Andersson „Lake Ngami", London 1856, sagt, daß, wenn er den Namib in der Richtung von Walfish Bay durchkreuzte, gegen Mitternacht vom Meere aus ein schauriger, bitterkalter Nebel sich erhob, „welcher uns bald in volle Dunkelheit hüllte und jedes Kleidungsstück vollständig mit Wasser sättigte". Schinz, „Deutsch-Südwestafrika", Oldenburg und Leipzig 1891, kampierte während einer Reise von Aus nach Angra Pequena, 250 Meilen südlich von Walfish Bay, eine Nacht in den Sanddünen und es waren „unsere Kleider am anderen Morgen ganz durchnäßt, die kalten Wagenräder trieften und der lockere Sand war 4 cm tief vollkommen durchfeuchtet". Alle sichtbare Feuchtigkeit schwindet jedoch aus dem Sande, außer wo Vegetation die Verdampfung zurückhält, wenige Stunden nach Sonnenaufgang. Die Vegetation besteht denn auch aus nur wenigen Phanerogamen, von denen *Acanthosicyos horrida*, eine *Cucurbitacee* der Sanddünen, und *Welwitschia* am meisten bekannt sind.

Pearson beobachtete *Welwitschia* am 12. und 13. Januar 1904 5 Meilen innenwärts vom deutschen Militärposten in Haikamchab, am Südufer des Swakops, etwa 31 Meilen nordöstlich von dem englischen Posten in Walfish Bay. Haikamchab liegt an der alten Karawanenroute von Walfish Bay ins Innere, dort fand Baines die ersten Exemplare, welche Europa erreichten. (Baines Explorations in Southwest-Africa, London 1864.)

Bei Haikamchab liegt das Strombett jetzt zwischen senkrechten Felsen etwa 300 Fuß unterhalb der Ebene des Hochplateaus. Ein breites Tal hinaufsteigend, läßt man bald die grüne Vegetation hinter sich, Blütenpflanzen werden spärlicher und in der Nähe des Endes des Tales sieht man zum ersten Male *Welwitschia*. Keine andere Phanerogame ist innerhalb Sehweite, und das sonderbare Aussehen der formlosen Masse gekrümmter und gewundener Blattstreifen, die sich von der scharf gezeichneten, glitzernden, toten Landschaft abheben, ist unbeschreiblich. Die Pflanze ist hier ziemlich häufig, in zwei Exkursionen an der Nordseite des Stromes sah PEARSON 62 Exemplare.

BAUM beobachtete *Welwitschia* im portugiesischen Gebiete an verschiedenen Fundstellen, nämlich

1) südlich von Mossamedes auf sandigem, grasbewachsenem Boden,
2) weiter südlich in tiefem Sande, ohne andere Vegetation,
3) zwischen den Hügeln am Fuße der Shellaberge, zwischen Felsen in ausgetrockneten Wasserläufen.

PEARSON fand ein Exemplar in tiefem Sande, der den Boden eines breiten, nach dem Hauptstrom verlaufenden Tales bildete, alle anderen Exemplare wuchsen zwischen Steinen in untiefen ehemaligen Wasserläufen, und, da die Pflanzen im selben Laufe in Gruppen stehen, nur wenige Fuß voneinander und alle gleichgroß sind, liegt es auf der Hand, daß sie in derselben Jahreszeit gekeimt sind. Die Samen scheinen nie im freien Sande, sondern unter dem Schutz der faulenden Enden alter Blätter, welche den Sand dort feucht erhalten, zu keimen. Samen werden alljährlich in ungeheuren Mengen gebildet, und in das breitgeflügelte Perianth eingeschlossen vom Winde verbreitet, in gewöhnlichen Jahren ist aber die Feuchtigkeit ungenügend, um deren Keimung zu bewirken. Nur wenn heftige Regen, welche nach CHAPMAN etwa einmal in 10 Jahren vorkommen sollen, niederfallen, werden die Samen vom Wasser mitgenommen, und diejenigen, welche die Wirkung der Sonne und des Taues überlebt haben, werden in Felsspalten und sandige Höhlungen gespült und keimen. Die kleinste von PEARSON beobachtete Pflanze war größer als die jüngste von HOOKER auf Taf. 2, Fig. 1 abgebildete und größer als die jetzt in Kew wachsenden Exemplare, welche dort 1879 aus Samen keimten.



Fig. 189. Eines der beiden lebenden Exemplare [die einzigen [1]) in Europa] von Welwitschia mirabilis in Kew.

Eine der Kew-Pflanzen wurde 1902, als sie demnach 23 Jahre alt war, von mir photographiert und mag hier reproduziert werden (Fig. 189). Wie man sieht, wächst sie in einem kleinen Topfe, der in einem größeren, ebenfalls sandgefüllten, eingegraben ist. Nur der äußere Topf wird in großen Zeitintervallen sehr mäßig begossen, da Begießen des Topfes, in welchem die Pflanze wächst, Fäulnis der Wurzel verursacht.

BAUM meint, daß in der Natur der nächtliche Tau eine der Existenzbedingungen von *Welwitschia* sei und das Beschränktsein dieser Pflanze

1) Von ganz jungen abgesehen, von denen es z. B. mehrere im botanischen Garten zu Groningen gibt.

auf einen Streifen, in welchem diese Art der Taubildung herrscht, ist dieser Hypothese nicht ungünstig. Dennoch meint PEARSON, daß es sehr unwahrscheinlich sei, daß dem Tau mehr als eine indirekte Bedeutung zukommt, denn die große Tiefe, in welcher sich der absorbierende Teil des Wurzelsystems befindet, macht es sehr unwahrscheinlich, daß die oberflächliche Befeuchtung des Sandes den Wurzeln Wasser zuführe. Die Pflanze verdankt ihr Bestehen zweifellos dem Umstande, daß ihre tief in den Boden eindringenden Wurzeln sie in den Stand setzen, unterirdisches Wasser auszunutzen.

Betrachten wir jetzt den

vegetativen Teil

unserer Pflanze etwas näher. Der Keimling ist von BOWER in Quarterly Journ. of Microscopical Science 1881 beschrieben worden, und seine Resultate wurden von HILL und DE FRAINE (Seedling structure of Gymnosperms IV, Ann. of Bot., Vol. 24, 1910) bestätigt und erweitert.

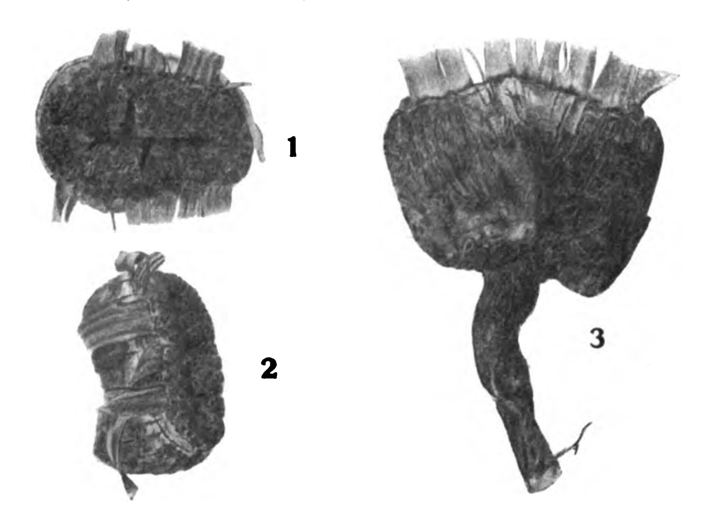


Fig. 190. Welwitschia mirabilis, nach noch lebenden, von WEX in Hamburg gekauften Exemplaren. 1 Von oben gesehen, die Krone nach dem Abfallen der Infloreszenzen zeigend, sowie die Basis der Blätter. 2 Von der Seite gesehen, der obere Teil des Hypokotyls („Stammes") ein Blatt (abgeschnitten) und die Krone zeigend. 3 Von der Seite ein Blatt (abgeschnitten), das mit Borke versehene Hypokotyl und den oberen Teil der Hauptwurzel zeigend.

Der Keimling bildet zwei große oberirdische Kotyledonen, welche an der Basis röhrenförmig verwachsen sind, so daß eine ziemlich lange Röhre entsteht. Gleich unterhalb dieser Röhre fängt das Hypokotyl an, welches seitlich ein Saugorgan, den sogenannten Fuß, bildet, ein im Endosperm eingebettetes parenchymatisches Organ ohne jegliche Gefäßbündel, das die im Endosperm erhaltene Nahrung aufsaugt.

Sofort wird eine sehr schnell wachsende, lange Hauptwurzel gebildet. Die Kotyledonen fallen ab, die sehr kurz bleibende Plumula bildet zwei mit den Kotyledonen gekreuzte Blätter, die einzigen, welche die Pflanze je bilden wird, sie stehen an der Basis der kurz bleibenden Plumula und werden an ihrem Grunde von einer kragenförmigen Erhebung

(K, Fig. 191) des Hypokotyls geschützt. Diese Blätter werden über 100 Jahre alt, sterben jedoch an den Spitzen regelmäßig ab und verlängern sich durch ein Kambium an ihrer Basis, welches also in der Grube gelegen ist; der lebende Teil eines Blattes kann über 3 m lang werden.

Der scheinbare Stamm ist in der Tat nichts als das rübenförmig verdickte, sich mit dicker Borke bedeckende Hypokotyl. Der einzige Plumularteil ist die dem Hypokotyl oben aufsitzende flache Gewebemasse (P, Fig. 191), welche die Infloreszenzen trägt. Ob diese Plumularmasse nur den flachen Vegetationspunkt des Stammes darstellt oder aus verwachsenen Infloreszenzbasen besteht, ist noch nicht sichergestellt, Fig. 191 mag dies verdeutlichen.

Die Kotyledonen haben in seichten Vertiefungen auf beiden Seiten Stomata. Außer über den Nebenzellen dieser Stomata ist die Cuticula dünn. Eine nur geringe Differenzierung in Palisaden- und Schwammparenchym hat stattgefunden, und die Interzellulärräume sind schlecht entwickelt. Einige Mesophyllelemente speziell an den lateralen Rändern der Kotyledonen und um die größeren Gefäßbündel herum sind leer und stellen vielleicht unreife Sklerenchymfasern dar, das Hill und Fraine zur Verfügung stehende Material genügte nicht zur sicheren Entscheidung.

Die Zahl der Bündel in den Kotyledonen ist variabel, meistens sind 4 größere Stränge und dazwischen eine Anzahl kleinerer vorhanden, der Nervenverlauf ist parallel. Die kleineren Bündel anastomosieren reichlich und fusionieren an der Basis des Blattes mit den 4 großen Strängen, so daß jeder Kotyledon 4 Stränge in das Hypokotyl hineinsendet.

Die Kotyledonarstränge sind endarch kollateral in ihrer ganzen Länge und zeigen einige kambiale Tätigkeit.

P
K

Fig. 191. Eines der jungen von Welwitsch an Hooker geschickten und von diesem präparierten Exemplare, nach einer Photographie des Verf. von dem in Kew aufbewahrten Originalexemplare. P Plumula. K Hypokotylkragen.

Da 4 Kotyledonarbündel aus jedem Keimblatt in das Hypokotyl hineintreten, sehen wir in ihm 8 Bündel, welche in 4 Paaren liegen.

Die Gefäßbündel eines jeden Paares fusionieren bald (Fig. 192, 10), und sofort fängt die Drehung an, so daß die 4 Protoxylemgruppen bald exarch liegen (Fig. 192, 11). Das Kambium ist jetzt sehr deutlich. Der

Fuß erhält keine Gefäßbündel, unterhalb dieses Organs tritt die Wurzelstruktur ein.

Zunächst verschmelzen die Protoxylemteile von zwei benachbarten Bündeln (eigentlich Bündelpaaren, da jedes der Hypokotylbündel, wie wir sahen, aus 2 Kotyledonarbündeln hervorging. Wir finden dann (vergl. Fig. 192, 13) 2 Protoxylemgruppen, 4 Metaxylemgruppen und 4 Phloemgruppen. Dann verschmelzen auch die Metaxylemgruppen (Fig. 192, 14), so daß wir 2 Protoxylemgruppen, 2 Metaxylemgruppen

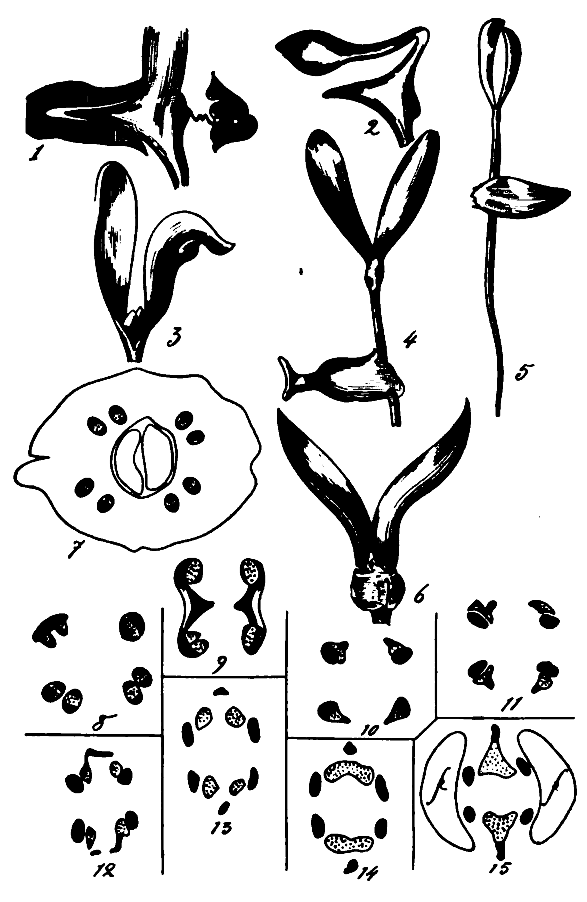


Fig. 192. Keimung von Welwitschia nach BOWER und Anatomie des Hypokotyls nach HILL und DE FRAINE. 1 Teil eines Sämlings nach BOWER, links der noch im Endosperm steckende Fuß, unten die Wurzel (abgeschnitten), rechts der Rest des Embryoträgers. 2 Junger Keimling, nach BOWER, oben die nach links umgebogenen Kotyledonen, links der Fuß, unten die abgeschnittene Wurzel. 3 Spitze eines Keimlings, nach BOWER, zwischen den Kotyledonen ragt die Anlage der Laubblätter hervor. 4 Keimling, nach BOWER. 5 Ein solcher nach HILL und DE FRAINE. 6 Die jüngste von HOOKER beschriebene Pflanze. 7—15 nach HILL und DE FRAINE. 7 Querschnitt durch die Kotyledonarröhre, aus jedem Kotyledon treten 4 Stränge ein. 8 Paarweise Verschmelzung der Bündel. 9—14 Querschnitte in verschiedenen Höhen des Hypokotyls. 9 Die paarweise Verschmelzung der Bündel fast vollendet, zwischen diesen Paaren Transfusionsgewebe. 12 Anfang der Verschmelzung der Protoxylemmassen. 13 Dieselben verschmolzen. 14 Auch die Metaxylemmassen verschmolzen. 15 Querschnitt durch die Wurzel, die Metaxylemmassen verschmolzen mit den Protoxylemmassen. f Sklerenchymmassen. Ueberall ist das Protoxylem ganz schwarz, das Metaxylem punktiert und das Phloem arciert angedeutet.

und 4 Phloemgruppen haben, und schließlich fusionieren die Protoxylemgruppen mit den Metaxylemgruppen, so daß wir dann (Fig. 192, 15) 2 Xylemgruppen und 4 Phloemgruppen erhalten, während 2 große Sklerenchymmassen (f in Fig. 192, 15) sich inzwischen gebildet haben. Wie bei *Ephedra* bleiben also die Phloemgruppen lange getrennt, fusionieren aber schließlich doch, wie HILL und DE FRAINE meinen.

Transfusionsgewebe (Fig. 192, 9) wird im Hypokotyl gebildet, ein weiterer Uebereinstimmungspunkt mit *Ephedra*, ja HILL und DE FRAINE sagen „that there is a wonderfully close agreement between *Ephedra* and *Welwitschia* in the interrelationships between the plumular and cotyledonary bundles and these transfusion tracheids“.

Es wäre aber voreilig, über die Plumularbündel hier zu sprechen, da Miss SYKES im Begriff steht, die junge *Welwitschia*-Pflanze einer eingehenden anatomischen Untersuchung zu unterwerfen.

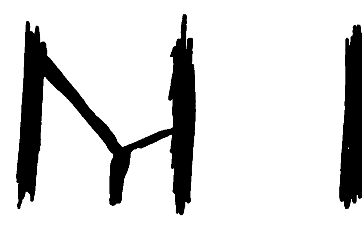
Wohl aber kann ich hier durch die Freundlichkeit von Miss SYKES, welche mir ein bald zu veröffentlichendes Manuskript über „The anatomy and morphology of Welwitschia mirabilis" zugänglich machte, einiges über die Anatomie der erwachsenen Organe mitteilen. Die Resultate wurden von Miss SYKES erhalten an von PEARSON geschickten, etwa 20-jährigen Pflanzen und an reichlichem Material der Fruktifikationsorgane aus derselben Quelle, sowie an 2 Sämlingen, die 13 resp. 27 Monate alt waren, und vom Cambridger Botanischen Garten ihr zur Verfügung gestellt wurden.

I. Die Blätter.

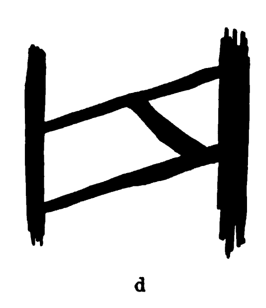
1) Das erwachsene Laubblatt. Stark an xerophytische Lebensweise angepaßt. Lederig; isobilateral. Die Außenwände der Epidermiszellen sind stark verdickt, die Spaltöffnungen sind tief eingesenkt und liegen in parallelen Reihen. Das Zentrum des Blattes wird von einem dünnwandigen Parenchym mit kleinen Kristallen in seinen Interzellularräumen eingenommen, das vermutlich als Wasserreservoir dient. Verzweigte Idioblasten (Spikularzellen) mit zahlreichen großen Kalkoxalatkristallen in ihren äußeren Wandschichten sind reichlich im Blatte vorhanden.

Das Gefäßbündelsystem ist beschränkt auf das zentrale Mesophyll und besteht aus einer Anzahl gleichartiger paralleler Bündel, von welchen in Intervallen kleine Seitenzweige abgehen. Meistens laufen zwei gegenüberliegende Seitenzweige schräg aufeinander zu und fusionieren zu einem kurzen Bündel, das in der Richtung der Blattbasis verläuft und bald blind im Mesophyll endet, also in dieser Weise (a). Modifikationen kommen vor: wenn die Ursprungsstellen der Seitenzweige einander nicht genau gegenüberliegen, wird die mittlere Figur selbstverständlich schief (b), liegt gar kein Seitenzweig gegenüber, so kann selbstverständlich keine Fusion stattfinden (c), auch können die lateralen Zweige Anastomosen bilden (d).


a


b


c


d

Die parallele Nervatur erinnert also an die der *Monokotylen* unter den *Angiospermen*, die blinde Endigung der letzten Verzweigungen derselben aber an die *Dikotylen*.

Jedes große Bündel ist normal orientiert, und ganz eingehüllt von einer wohlentwickelten Scheide von einfach getüpfeltem Transfusions-

gewebe. Sowohl oberhalb, wie unterhalb des Bündels befindet sich eine große Gruppe dickwandiger unverholzter Fasern, wie solche auch im Hypoderm des Kotyledons vorkommen.

Das Bündel wächst in die Dicke mittels eines Kambiums. Das primäre Phloem ist stark zusammengedrückt und kaum kenntlich; das sekundäre besteht hauptsächlich aus Siebgefäßen und Phloemparenchym. Das Protoxylem ist infolge des langanhaltenden Wachstums des Blattes stark gestreckt und gedreht, die Tracheiden sind ringförmig oder weit spiralig verdickt. Das Metaxylem besteht aus radialen Tracheidenreihen, die durch Markstrahlen voneinander getrennt sind. Die Wände der engsten Tracheiden sind spiralig verdickt und haben überdies Hoftüpfel, andere haben nur uni- bis multiseriate Hoftüpfel, während manche der weiteren Tracheiden eine einfache netzige Tüpfelung zeigen und die schiefen Endwände der größten Tracheiden einfache Tüpfel haben.

Die kleinen anastomosierenden Stränge sind ähnlich gebaut, ja zeigen sogar ebenfalls sekundäres Dickenwachstum.

2) Das Blatt einer 2 Jahre alten Pflanze war von einem erwachsenen nur wenig verschieden, außer in Größe und Zahl der Bündel.

3) Das sehr junge Blatt. Mitteilungen von Miss Sykes darüber stehen noch aus. Nach Bower erhält im sehr jungen Sämling jedes Blatt der Plumula 2 Bündel vom Stamme. Dieses doppelte Blattbündel, welches Miss Sykes auch beim Kotyledon und bei den Brakteen fand, ist jedoch von dem doppelten Blattbündel der meisten *Gymnospermen* verschieden. Bei *Welwitschia* werden die beiden Blattbündel von zwei verschiedenen Bündeln der Stengelstele abgegeben, während bei den meisten *Gymnospermen* das Doppelbündel als ein einziges Bündel aus der Achse entspringt, und sich erst in der Rinde gabelt. Vielleicht kann, sagt Miss Sykes, das doppelte Blattbündel bei *Ginkgo biloba* als eine zwischen beiden stehende Bildung betrachtet werden, da hier ein einziges Bündel der Stele sich in 2 Teile spaltet, welche eine kurze Strecke nebeneinander in der Stele der Achse verlaufen, bevor sie in ein Blatt eintreten. Wir sehen also, daß zwei getrennte Bündel in das *Welwitschia*-Blatt eintreten, später aber entspringt aus jedem derselben eine Gruppe von Bündeln, und schließlich tritt eine Reihe paralleler Bündel, die von diesen Gruppen ausgehen, in das Blatt ein, welche noch vermehrt werden durch Einschiebung zahlreicher Bündel zwischen die der primären Reihe. Sie werden gebildet von meristematischem Gewebe, das an der Blattbasis vorhanden ist. In einem von Miss Sykes untersuchten Blatte einer 2 Jahre alten Pflanze war eine kleine Zahl neuer Bündel an den Seiten des Blattes entstanden, nach Bower hört dies aber bald auf, und die späteren Bündel entstehen alle durch Einschiebung an der Basis. Diese merkwürdige sekundäre Blattbündelbildung macht das Gefäßbündelsystem des *Welwitschia*-Blattes so abweichend; in den jüngsten Stadien ist es in keinem wichtigen Punkte von dem von *Ephedra* verschieden.

4) Der Kotyledon einer einjährigen Pflanze war wie das Laubblatt isobilateral mit Spaltöffnungen und Palisadenparenchym an beiden Seiten. Kein Sklerenchymbündel und nur sehr wenige Spikularzellen sind vorhanden, sonst ist das Grundgewebe ebenso wie im Laubblatt. Zwei Hauptbündel treten in den Kotyledon ein und verzweigen sich in dessen Basis zur Bildung einer parallelen Reihe, welche sich bis zur Spitze fortsetzt, aber keine lateralen Stränge bildet. Dickenwachstum dieser Bündel findet in geringem Grade statt. Ein Trennungsgewebe

wird nicht gebildet, aber die Kotyledonen vertrocknen allmählich und fallen infolge der langsamen Zersetzung des Gewebes an der Basis ab. Die Ränder der beiden ersten Blätter passen genau in der Mitte der Basis der Kotyledonen zusammen, und wenn diese vertrocknen, bildet sich ein Riß an der Berührungsstelle mit den beiden ersten Blättern.

Die blühenden Pflanzen.

Welwitschia ist, wie PEARSON bestätigen konnte und MARLOTH zuerst nachwies, immer diöcisch, trotz entgegengesetzter Angaben in der Literatur. Anscheinend monöcische Pflanzen können aber entstehen, wenn, wie das nicht selten geschieht, die dicht zusammen gekeimten Pflanzen einer Gruppe miteinander verwachsen, was so weit gehen kann, daß man das Verwachsungsprodukt für eine Pflanze halten kann. So fand PEARSON ein Verwachsungsprodukt aus 4 ♀ und 1 ♂ Pflanze, eines aus 2 ♀ Pflanzen und eines aus einer Anzahl ♂ Pflanzen, aus wie vielen, ließ sich nicht bestimmen. Eine aus der Verwachsung ♀ und ♂ Individuen hervorgegangene Pflanze ist aber selbstverständlich ebensowenig monöcisch wie der berühmte ♂ *Ginkgo* im Wiener Botanischen Garten, auf dem JACQUIN einen ♀ Ast pfropfte.

Ob es mehr ♂ als ♀ Pflanzen in der Natur gibt, ist nicht ganz sicher; zwar gibt BAUM an, daß die Zahl der ♂ 2 oder 3 : 1 im Vergleich zu der der ♀ ist, aber die ♂ Pflanzen sind durch die größere Zahl der Kegel in jeder Infloreszenz und durch die helle Farbe der über die roten Brakteen hervorragenden Antheren auffallender als die weiblichen, und scheinen so zahlreicher als sie wirklich sind. So meinte PEARSON zunächst, daß bei Haikomchab die ♂ zahlreicher als die ♀ wären, es stellte sich aber heraus, daß von 42 am 13. Januar untersuchten Pflanzen 16 ♂ (ein Exemplar war aus der Verwachsung von zwei oder mehreren Individuen entstanden), 18 ♀ und 7 unbestimmbaren Geschlechts waren.

Die Infloreszenzen werden gewöhnlich auf der „Krone" oberhalb der Blätter getragen, ausnahmsweise, und zwar meistens an auch sonst abnormen Pflanzen, sind die Infloreszenzen unterhalb der Blätter eingepflanzt. In seiner 2. Mitteilung sagt PEARSON, daß das häufiger vorkommt, als er früher meinte, auch an sonst normalen Pflanzen, und daß die Infloreszenzenbildung unterhalb der Blätter so reichlich sein kann, daß, da die Entwickelung solcher subfoliärer Infloreszenzen meist nur an einer Seite stattfindet, die Krone mit den Blättern um 90° gedreht wird. Jede dichasial verzweigte Infloreszenz erhebt sich aus einer ovoiden Einsenkung in der Krone und läßt nach dem Abfallen eine deutliche Grube zurück (Fig. 190, 1, 2). Diese Gruben stehen ziemlich regelmäßig auf niedrigen konzentrischen, zentrifugal entstehenden Ringwällen. Jeder Ringwall bleibt wahrscheinlich eine Anzahl von Jahren fertil, denn PEARSON fand auf demselben Ringwall vorjährige abgestorbene und diesjährige frische Infloreszenzen. Die Pflanze scheint alljährlich zu blühen; von 62 von PEARSON untersuchten Pflanzen war eine tot, eine trug nur vorjährige Infloreszenzen, alle anderen waren in Blüte. Die Zahl der Kegel der ♂ Pflanzen ist außerordentlich groß.

Die Infloreszenzen.

Die ♂ und ♀ Infloreszenzen sind dichasial verzweigt, d. h. einem Dichasium einer *Angiosperme* vergleichbar, mit der Einschränkung, daß an der Stelle von Blüten hier Kegel stehen, welche ja keine Blüten, sondern Infloreszenzen sind (Fig. 193, 194).

An den Verzweigungsstellen stehen opponierte Brakteen (Fig. 194). Die Farbe der Stengelteile im Dichasium ist grün, die der Brakteen an

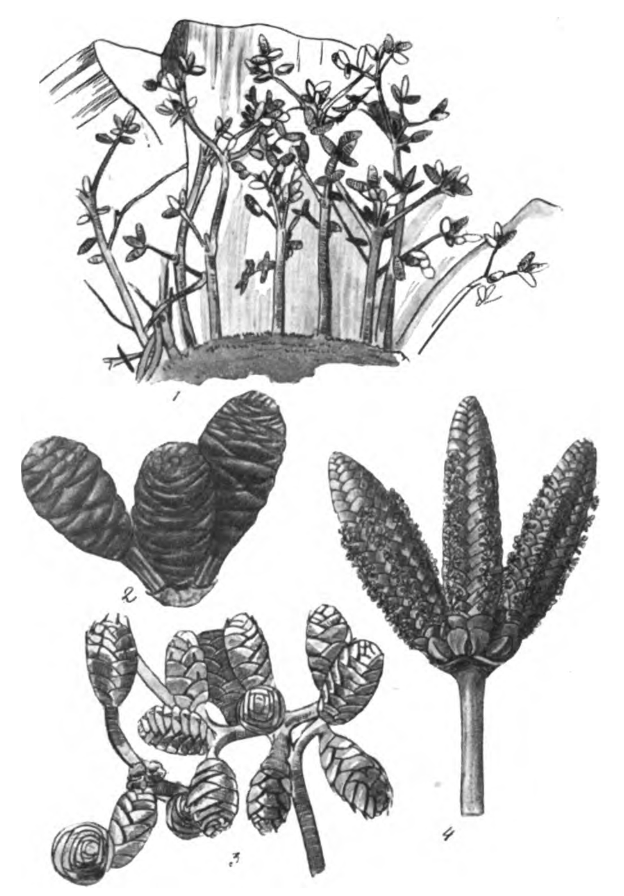


Fig. 193. Welwitschia mirabilis, 1—3 nach PEARSON, 4 nach WETTSTEIN. 1 Photographie männlicher Kegel in situ. 3 Photographie weiblicher Kegel in situ, die hervorragenden Mikropylen zeigend. 2 Teil einer ♀ Infloreszenz. 4 Teil einer ♂ Infloreszenz mit hervorragenden Staubblättern.

den Verzweigungsstellen ebenfalls oder etwas gelblich, die der Kegel rot. Die Dichasien sind nicht immer rein, oft sind sie in gewissen Verzweigungen gehemmt, oft auch entwickeln sich an einer Verzweigungsstelle mehr als 2 Zweige. Die ♂ Infloreszenzen sind meistens reicher verzweigt als die ♀ und tragen deswegen mehr Kegel, die ♀ tragen selten mehr als 23 sessile oder fast sessile Kegel, die ♂ Kegel sind sessil oder gestielt.

Oft sind durch Hemmung die Infloreszenzen wenig verzweigt, es kann sogar vorkommen, daß infolgedessen nur ein Kegel gebildet wird.

Die Zapfen sind in reifem Zustande rot, es sollen jedoch nach einer mündlichen Mitteilung PECHUEL-LÖSCHES an EICHLER die im Hererolande vorkommenden Exemplare gelbliche Zapfen haben, sie stellen also wohl, sagt EICHLER, da sie sonst keine Unterschiede bieten, nur eine Spielart vor.

Die ♀ Kegel sind viel größer als die ♂, schon zur Blütezeit sind sie 3—4 cm lang, die ♂ um das Zwei- und Dreifache kleiner.

Männliche wie weibliche Zapfen haben gegenständig gekreuzte, also vierzeilige Brakteen (vergl. Fig. 194).

Der ♀ Kegel fängt mit meistens 20, oft auch nur 12 sterilen Brakteen an, welche kleiner sind als die übrigen. Alle höheren Brakteen sind fertil, und tragen in der Achsel je eine Blüte. Sechzig Blüten wurden in einem einzigen Kegel gezählt, und diese Zahl wird wohl nur selten überschritten.

Die ♂ Kegel haben nur 2—4 sterile Brakteen, alle übrigen haben je eine Blüte in deren Achsel, so daß die Blütenzahl 70 erreichen kann, meistens aber etwa 50 beträgt, einige wenige an der Kegelspitze werden nie reif.

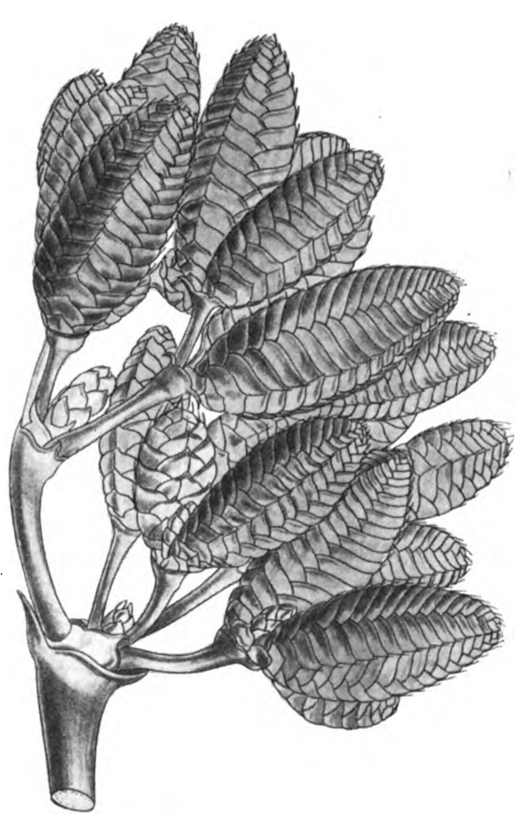


Fig. 194. Welwitschia mirabilis, nach HOOKER. ♀ Infloreszenz mit über die Schuppen hervorragenden Mikropylen.

Die Blüten.

Die männlichen Blüten bestehen dem Anschein nach aus einem doppelten zweigliedrigen Perianth, die Glieder des äußeren Perianthwirtels schmäler und frei, die des inneren oboval und unten röhrig verwachsen, aus 6 am Grunde ziemlich weit miteinander verwachsenen Staubblättern mit je einer dreifächerigen Anthere und aus einem zentral gestellten rudimentären Ovulum mit einem einzigen stark verlängerten, oben zu einer stigmaartigen Platte verbreiterten Integument (Fig. 195, 1—4).

In der weiblichen Blüte treffen wir zunächst ein sackartiges, durch Verwachsung zweier lateraler Primordien entstandenes Perianth an, das

durch den Druck der Kegelschuppen lateral flügelartig zusammengepreßt ist (Fig. 195, 7, 6), jede Spur von männlichen Organen fehlt, im Zentrum finden wir ein Ovulum mit einem einzigen, zu einer langen, über das Perianth und über die Braktee hervorragenden, Mikropyle ausgezogenen Integument (Fig. 195, 6).

Die verschiedenen Teile der *Welwitschia*-Blüten sind aber, wie untenstehende, PEARSON entnommene Tabelle zeigt, sehr verschieden gedeutet worden.

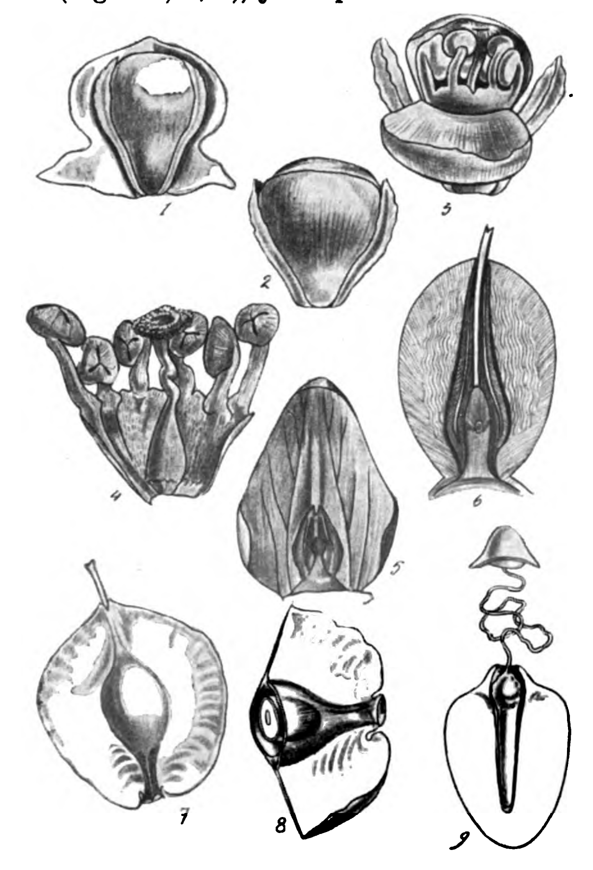


Fig. 195. Welwitschia mirabilis, nach HOOKER. 1 ♂ Blüte in der Achsel des Deckblattes. 2 Dieselbe ohne Deckblatt. 3 Dieselbe mit geöffnetem Perianth. 4 Dieselbe nach dem Entfernen des Perianths und Aufschlitzen der Staubblätter. 5 Junge ♀ Blüte in der Achsel des Deckblattes, nach STRASBURGER. 6 Erwachsene ♀ Blüte im Längsschnitt, nach STRASBURGER. 7 Erwachsene ♀ Blüte. 8 Dieselbe quer durchschnitten. 9 Embryo im Endosperm, am Embryoträger hängend.

	HOOKER 1863 EICHLER 1889 WARMING 1892 ENGLER 1907 [1]) COULTER und CHAMBERLAIN 1904	PARLATORE 1869	STRASBURGER 1872 WETTSTEIN 1901	MC NAB 1873	BERTRAND 1878	BENTHAM and HOOKER 1880
Gliederkreise der ♂ Blüte	1 Perianth	Bracteolae	Perianth	Perianth	Perianth	Bracteolae
	2 Perianth	Bracteolae	Perianth	Perianth	Perianth	Perianth
	3 Androeceum	Androeceum	Androeceum	Androeceum	Androeceum	Androeceum
	4 Integument	Karpell	Karpell	Karpell	Blattartiges Integument	Integument oder imperfektes Ovar
Gliederkreise der ♀ Blüte	1 Perianth	Bracteolae	Karpell	Perianth [2])	Androeceum	Perianth?
	(2) fehlt					
	(3) fehlt					
	4 Integument	Karpell	Integument	Integument	Integument	Integument

1) Von mir hinzugefügt.

2) In einem Postskriptum akzeptiert MAC NAB STRASBURGERs Deutung dieses Kreises als ein Verwachsungsprodukt zweier Karpelle.

PEARSON versucht einen anderen Vergleich, nämlich mit *Bennettites*, deren Fruktifikation er nicht, wie wir es mit WIELAND taten, als eine hermaphrodite Blüte, sondern als eine Infloreszenz auffaßt.

Wir betrachteten die *Bennettites*-Blüte (vergl. Bd. II, Fig. 541, S. 768) von unten nach oben fortschreitend, als aus folgenden Teilen bestehend:

1) einigen die Blüte einhüllende sterile Blätter oder Brakteen,
2) zahlreichen Mikrosporophyllen,
3) den interseminalen Schuppen, welche wir als steril gewordene Makrosporophylle deuteten,
4) den gestielten Samen, welche wir mit WIELAND als stark modifizierte Makrosporophylle betrachten, welche terminal je ein Ovulum tragen. Dazu veranlaßte uns zumal der Umstand, daß dies die Auffassung des besten Kenners dieser Fossilien ist, und daß die anatomische Struktur dieser Stiele der der Interseminalschuppen auffallend ähnlich ist.

SOLMS hat aber schon früher darauf hingewiesen, daß es immerhin möglich sei, diese Stiele der Samen als Achsenorgane zu deuten, die Interseminalschuppen als deren Stützbrakteen. Diese Auffassung wird von PEARSON angenommen, und er ist dann imstande, den ♀ Kegel von *Welwitschia* mit der hermaphroditen „Blüte", welche ja nach ihm dann eine Infloreszenz ist, von *Bennettites* zu vergleichen. Der Unterschied ist dann, daß bei *Welwitschia* die Glieder der Infloreszenz nicht spiralig, sondern dekussiert wirtelig stehen, und daß die Mikrosporophylle weggefallen sind. Als Homologon der sterilen Blätter, welche bei *Bennettites* die „Blüte" einhüllen, betrachtet er nun die sterilen Brakteen, mit welchen der ♀ *Welwitschia*-Kegel anfängt.

Einige Schwierigkeit bietet nun noch das sogenannte Perianth der ♀ *Welwitschia*-Blüte, wenn man die Blüte von *Welwitschia* mit dem Samen von *Bennettites* vergleichen will. PEARSON weist jedoch darauf hin, daß WIELAND an der Außenseite des Integumentes von *Bennettites* beschreibt ein „cup-shaped supporting basal husk" gebildet von „stringy cortical cells several cells deep at the base and thinning out towards the tip", was vielleicht als eine dem Perianth der ♀ *Welwitschia*-Blüte homologe Bildung aufgefaßt werden kann.

Nach PEARSONS Auffassung haben also *Welwitschia* und *Bennettites* beide kaulinäre, endständige, orthotrope Ovula, und so kommt er dazu zu meinen, daß *Angiospermen* mit einem einzigen terminalen kaulinären Ovulum primitiv sind. Der Unterschied zwischen *Welwitschia* und *Bennettites* einerseits, und solcher *Angiospermen* andererseits liege darin, daß bei den beiden ersteren das Integument, bei den letzteren das Karpell den Pollen auffängt.

Diese Auffassung läßt sich verteidigen, sonderbar aber scheint es mir, daß PEARSON nun, was wir die ♂ Blüte von *Welwitschia* nennen, ebenfalls mit der Fruktifikation von *Bennettites* und also mit dem ♀ Kegel von *Welwitschia* homologisieren will, während doch offenbar bei *Welwitschia* die ♂ und ♀ Kegel homolog sind. Er beruft sich dabei auf die Meinung von WIELAND, daß die Stamina der ♂ Blüte von *Welwitschia* das Homologon der Mikrosporophylle im Strobilus von *Bennettites* seien, ein Vergleich, der für WIELAND in der Tat geboten scheint, da er sowohl die ♂ Blüte von *Welwitschia*, wie den Strobilus von *Bennettites* als eine „Blüte" ansieht. Dies ist aber für PEARSON, der eben bestreitet, daß der *Bennettites*-Strobilus eine Blüte sei und diese als Infloreszenz ansieht, inkonsequent.

Pearsons Auffassung führt also zu der Ansicht, daß der ♀ Kegel von *Welwitschia* immer ein Kegel gewesen ist, daß der ♂ aber früher verzweigt war, und daß die Seitenzweige derselben, die damaligen, den ♀ homologen Kegel jetzt zu den ♂ „Blüten" reduziert sind, indem sie verloren:

1) die einhüllenden sterilen Blätter oder Brakteen,
2) die Interseminalschuppen,
3) die Ovula, mit Ausnahme eines einzigen terminalen reduzierten, welches eine seiner Hüllen verlor.

So kommt er zu folgender, wie gesagt, mir gezwungen erscheinender Homologisierung:

	Bennettites, amphisporangiale Infloreszenz [1])	Welwitschia, weiblicher Kegel	Welwitschia, männliche Blüte	Angiosperme hermaphrodite Blume mit einem einzigen orthotropen kaulinären Ovulum
1	Brakteen oder sterile Blätter an der Basis der Infloreszenz [1])	1—3 Paare zugespitzter Brakteen an der Basis des Kegels	die beiden Wirteln des Perianths	die beiden Wirtel des Perianths (Kelch + Krone) oder in verschiedener Weise reduziert
2	Der Kreis von Mikrosporophyllen	abortiert	Androeceum	Androeceum
3	Sterile interseminale Schuppen an der Basis des ovulaten Teiles der Infloreszenz [1])	die sterilen Brakteen des unteren Teiles des Kegels	abortiert	abortiert
4	Interseminale Schuppen	die Brakteen, welche je ein sessiles axiales Ovulum tragen	abortiert	geschlossene Karpelle
5	Ovula + Integument + „basal husk"	Ovula + Integument + geflügeltes „Perianth"	Abortiertes Ovulum + Integument	Ovulum + 2 Integumente
6	Kegelachse	Kegelachse	Gestauchte Blütenachse	Gestauchte Blütenachse

Pearson gründet seinen Vergleich des ♀ Kegels von *Welwitschia* mit der Fruktifikation von *Bennettites* also auf seine Auffassung des letzteren als Infloreszenz.

Arber hingegen betrachtet wie wir die Fruktifikation von *Bennettites* als Strobilus, als Blüte, vergleicht sie aber durch Vermittelung seines Proanthostrobilus auch mit *Welwitschia*. Sehen wir also einmal, wie er die verschiedenen Teile homologisiert.

Das geschieht (Ann. of Bot., Vol. 22, 1908, p. 506) in bezug auf die ♂ Blüte, und zwar mit Recht, da Arber in seiner Auffassung des Strobilus von *Bennettites* auf demselben Standpunkt steht wie Wieland, in derselben Weise wie bei Wieland; die ♂ Blüte von *Welwitschia* ist also das Homologon des Strobilus von *Bennettites*, und vollkommen konsequent homologisiert nun Arber nicht den ♀ Kegel, sondern die ♀ Blüte von *Welwitschia* mit dieser ♂ Blüte. Wie untenstehende Diagramme (Fig. 196) zeigen, nimmt er an, daß in der ♀ Blüte von

1) Nach unserer Auffassung Strobilus.

Welwitschia der innere Perianthwirtel und der Staminalkreis fortgefallen sind.

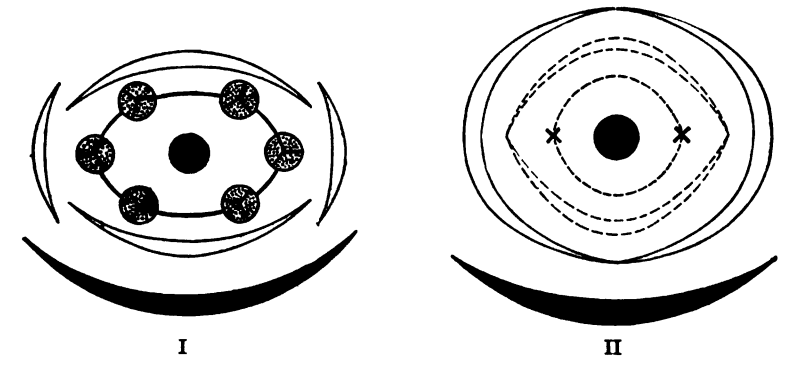


Fig. 196. Welwitschia-Blüte nach ARBER. I ♂, II ♀ Blüte.

Wir werden später noch Gelegenheit haben, auf ARBERS Artikel zurückzukommen, wollen aber hier gleich sagen, daß wir uns seinen Anschauungen über die Erklärung der *Welwitschia*-Blüten ganz anschließen.

Wir wollen jetzt an der Hand des früher genannten, noch nicht publizierten Aufsatzes von Miss SYKES noch etwas über die Anatomie der Fruktifikationsorgane und über ihre Erklärung der *Welwitschia*-Blüte folgen lassen.

A. Die Brakteen[1]). Jede Braktee besteht aus einem dicken, medianen Teile mit zwei membranartigen Flügeln. Sie erhält zwei vom Anfang an weit getrennte Bündel, welche im weiteren Verlaufe in der Braktee noch mehr divergieren. Sie verlaufen an der Peripherie des dickeren medianen Teiles der Braktee, verzweigen sich in Intervallen, und die Seitenzweige biegen sich alle nach innen, so daß die Flügel keine Gefäßbündel erhalten. Die Verzweigung der Hauptbündel ist dichotom, die weiteren Verzweigungen ebenfalls fast ausnahmslos. Eine große Anzahl von Schleimkanälen findet sich im dickeren Teile der Braktee, zumal in denen der ♀ Infloreszenzen, infolgedessen sind die abgebrochenen oder verwundeten Brakteen klebrig. Die Braktee ist nicht wie die Laubblätter isobilateral. Junge Brakteen sind parenchymatös, ältere entwickeln an der Spitze mechanisches Gewebe. Unter der äußeren Epidermis gibt es zahlreiche verzweigte Idioblasten mit verholzten Membranen, so auch in dem zentralen, nicht vaskulären Teile der ♀ Brakteen. Palisadenparenchym fehlt, Stomata sind nur an der Außenoberfläche vorhanden. Die Bündel sind kollateral, umgeben von einer nicht zusammenhängenden Schicht von Transfusionsgewebe, in der sie auch enden. Das Grundgewebe bildet überdies eine Art Hydrostereom, zumal in den Brakteen des männlichen Kegels, meistens ist das Xylem zentrifugal entwickelt, bisweilen aber entstehen einige wenige Xylemelemente zentripetal, worauf Miss SYKES aber kein Gewicht legen

1) Miss SYKES bemerkt: In a description of the inflorescence it is necessary to use certain descriptive terms, but I do not wish them to be considered as bearing a morphological meaning. Thus I have called de bare portion of the axis, the peduncle the cones or agregates of cones the inflorescence, and the structures in the axils of the conebracts the flowers.

will. Die beiden Brakteen an den Verzweigungen der Infloreszenzen sind genau so wie die erwachsenen Brakteen der Kegel gebaut.

B. Die männliche Blüte besteht (siehe oben Fig. 195, 1—4 und Fig. 196, I) aus einem äußeren Kreise von zwei kleinen und aus einem inneren von zwei breiteren Perianthsegmenten, aus 6 an der Basis verwachsenen Staubblättern und aus einem kleinen abortiven Ovulum, bestehend aus einem soliden zentralen Körper, der in dem Zentrum der Blüte steht und ein einziges Integument besitzt, welches in einer stigmaähnlichen Ausbreitung endet.

Die Perianthsegmente sind häutig und gleichen in ihrer Struktur dem geflügelten Teile der Braktee. Die Perianthsegmente, von denen die äußeren dicker sind als die inneren, besitzen keine Stomata und keine Gefäßbündel.

Die verwachsenen Basen der zwei großen und vier kleineren Stamina bestehen aus dünnwandigem, stärkehaltigem Parenchym, und jeder Stamm enthält ein einziges konzentrisches Gefäßbündel. Dieses endet an der Basis der Anthere in der Region zwischen den drei Pollensäcken, in einer Transfusionsgewebe ähnlichen Tracheidenmasse, welche sich bedeutend über das Ende des Bündels erstreckt.

Das Integument besteht aus 3 Zellschichten, von denen viele Elemente der mittleren Schicht verdickte oder verholzte Wände haben, Gefäßbündel treten nicht ein.

Trotzdem so viele Teile der männlichen Blüte nicht mit Gefäßbündeln versehen sind, ist der Gefäßbündelverlauf in der Blütenachse keineswegs einfach, was auf eine früher bessere Gefäßbündelversorgung hindeutet.

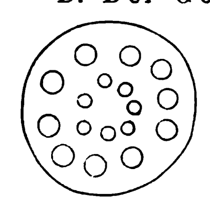
C. Die weibliche Blüte. Jede weibliche Blüte steht in der Achsel einer der höheren Kegelbrakteen und besteht aus einem einzigen, in eine äußere geflügelte Hülle eingeschlossenen Ovulum. Die Hülle wird meistens Perigon genannt, eine innere Hülle wird allgemein als Integument angesehen.

Der mittlere dickere Teil der äußeren Hülle besteht aus mehreren Schichten isodiametrischer dickwandiger Zellen; dazwischen Gruppen von Fasern, an der Außenseite begrenzt von einer dickwandigen, kleinzelligen und an der Innenseite von einer dünnwandigen großzelligen Epidermis. Jeder Flügel besteht aus einem medianen Keil dünnwandigen Gewebes, welches mit der dünnwandigen inneren Epidermis zusammenhängt, und an der Peripherie von einer Faserzone eingehüllt wird, während die Fortsetzung der Flügel ausschließlich aus Fasern besteht. Die Gefäßbündel verlaufen in den Flügeln in der Ebene korrespondierend mit der Hauptebene des Ovulums. Diese Bündel sind endarch.

Die innere Hülle besteht aus 2—3 Schichten englumiger, verlängerter, dickwandiger Zellen. Sie ragt über die Nucellusspitze hervor, und bildet eine mikropyläre Röhre, deren bekleidende Epidermis in den oberen $^2/_3$ stark verdickt und kutikularisiert ist.

Der Stiel der weiblichen Blüte erhält zwei Gefäßbündel.

D. Der Gefäßbündelverlauf. Die Struktur der Infloreszenzachsen ist außerordentlich kompliziert. Die Gefäßbündel liegen in zwei mehr oder weniger bestimmten Kreisen (vergl. nebenstehende diagrammatische Skizze); an jedem Verzweigungspunkte treten zwei Bündel von jeder der beiden Brakteen ein, und eine Anzahl von Bündeln von den lateralen Zweigen oder Knospen in den Achseln dieser Brakteen.



Die beiden Brakteenbündel und zwei der größten Bündel aus den lateralen Knospen fusionieren mit zwei ziemlich weit auseinander gelegenen Bündeln des inneren Kreises, während die anderen sich in verschiedener Weise an andere intervenierende Bündel der Achse anlegen.

Unterhalb der Verzweigungspunkte wird eine Reihe verlängerter, welliger Massen von Gefäßbündelgewebe gebildet. Diese besteht meistens aus Platten normal orientierten Xylems und Phloems, mit einem invers orientierten Streifen an der Außenseite, d. h. es sind zwei Streifen von Phloem mit Xylem an jeder Seite vorhanden. Diese Struktur erinnert an die von *Colpoxylon* und anderer *Medulloseae*, aber es ist zu beachten, daß Xylem und Phloem hier gerade die umgekehrte Anordnung haben.

In dieser Höhe werden auch in der Regel konzentrische Bündel angetroffen (vergl. nebenstehende diagrammatische Skizze). Die welligen Streifen werden zu kleineren Teilen zerstückelt, an deren äußeren und inneren Seiten invers orientierte Bündel, welche an die bei *Cycas* beschriebenen erinnern, sich befinden.

Weiter nach unten fusionieren diese Bündel entweder mit den größeren normal orientierten, oder sterben allmählich aus. Im letzteren Falle werden sie noch einige Zeit vertreten durch einige wenige Xylemelemente, welche an der Innenseite der Bündel eine zum normalen Xylem zentripetale Stellung einnehmen, während oft andere die normalen Bündel mehr oder weniger umgeben und bisweilen eine unvollständige Scheide bilden, die dem Transfusionsgewebe der Blätter gleicht. Diese Scheiden sind nur Reste der invers orientierten Bündelreihe.

Zentripetales Xylem wird auch in gewissen Teilen des Pedunculus gefunden, und es kann ein allmählicher Uebergang verfolgt werden vom Protoxylem durch das zentripetale Xylem bis zu dem verholzten Marke des männlichen Pedunculus. In den weiblichen Infloreszenzen ist das Mark nur ganz nahe der Basis verholzt.

Die Kegelachse (sowohl die ♂ wie die ♀) wird korrelativ mit den 4 Brakteenreihen durchlaufen von 4 Bogen von Bündeln (jeder zu 3 oder 4 Bündeln), welche in den weiblichen durch einige kleinere akzessorische Bündel verbunden sind. Von den Bündeln an den beiden Ecken eines jeden Bogens entspringen Bündelpaare, welche in die Brakteen eintreten.

In etwas höherer Ebene entspringen von denselben Bündeln zwei weitere Bündel, welche, zusammen mit einem Zusatz von den an den Ecken der angrenzenden Bogen gelegenen Bündeln, in dem männlichen Kegel, oder von einem akzessorischen in dem weiblichen, die Blütenstiele versorgen.

Nachdem sie mehrere Brakteen und Blüten mit Gefäßbündeln versehen haben, treten die Eckbündel ganz aus, und ihr Platz wird eingenommen und damit die ursprüngliche Zahl wieder hergestellt durch die Verzweigung anderer Bündel der Bögen. Ganz kaulinäre Bündel gibt es also nicht in der Kegelachse. Die Bündel, welche in die weibliche Blüte eintreten, werden auf ihrem Weg durch die Rinde oft konzentrisch. Nur zwei Bündel zweigen sich also für die Blüte ab, beim Eintritt in den Blütenstiel bilden sich aber deren 6 durch Verzweigung dieses Paares.

Zwei von diesen treten in die äußere Hülle des Ovulums ein, die übrigen vier bilden einen den Nucellus umgebenden, also perinucellaren Ring, welcher meistens aus 8 Hauptbündeln besteht, die in der Höhe, in der das innere Integument frei wird, aussterben.

Das innere Integument und der Nucellarschnabel sind stark verlängert, und die Innenseite der Mikropylarröhre ist stark kutikularisiert. Der Embryosack erstreckt sich meistens bis in die Höhe des Ursprunges der äußeren Hülle.

In dem Blütenstiel der männlichen Blüten verzweigen sich die Bündel in ähnlicher Weise wie in dem der weiblichen, bei jeder Gabelung wird aber ein medianer Strang gebildet, der in ein Staubblatt eintritt, während die lateralen ihren Weg in den Blütenstiel verfolgen. Ein reduzierter perinucellarer Ring wird gebildet; zwei große laterale Bündel fallen auf und repräsentieren wahrscheinlich die reduzierte Gefäßbündelversorgung des Integumentes, welches Miss SYKES als das Homologon der äußeren Hülle der ♀ Blüte betrachtet.

Die Morphologie der Infloreszenz.

Miss SYKES betrachtet die ♂ und ♀ Blüten als homologe Bildungen.

Die dichasiale Verzweigung der *Welwitschia*-Infloreszenzen, ein für *Gymnospermen* sehr abweichendes Verhalten, veranlaßt Miss SYKES dazu, *Welwitschia* mit der dichasial verzweigten *Williamsonia angustifolia* (*Anomozites minor* NATHORST, Abb. dieses Werk, Bd. II, p. 762) zu vergleichen. Diese Pflanze verzweigt sich dichasial, und der Hauptstamm scheint an jedem Verzweigungspunkt entweder in einer von einem Blattbüschel umgebenen Knospe geendet zu haben oder in einem *Williamsonia*-Strobilus, der ebenfalls von sterilen Blättern umgeben wird. Diese Anordnung bietet einige auffallende Punkte von Uebereinstimmung mit *Welwitschia*, bei der an jedem Verzweigungspunkte des dichasialen Cymus zwei sterile Blätter sitzen, in deren Achseln die lateralen Zweige entstehen, während in der Gabelung meistens ein Kegel gefunden wird, mit (in den weiblichen Infloreszenzen) vielen sterilen Brakteen an der Basis. Es mag hier nach Miss SYKES nur Analogie vorliegen „but it is impossible to avoid regarding the similarity in position of the *Williamsonia*-Strobilus and the *Welwitschia* cone as remarkable“.

Der ovulate Kegel von *Bennettites* scheint Miss SYKES vergleichbar einem „telescoped“ Kegel von *Welwitschia*; but it also appears that in this telescoping great changes have occurred. Such a structure as the male spike of *Gnetum*, at the apex of which female flowers are often present, assists us to realise the probability of bisexual spikes having occurred in some ancestor from which the *Bennettitalean*, amphisporangiate strobilus has evolved. Recht einleuchtend scheint mir dies nicht.

Das Ovulum.

Die Gefäßbündelversorgung besteht, wie wir sahen, aus zwei Bündeln für das „Perigon“ und aus einem perinucellaren Ring von Bündeln, welche in der Höhe der Insertion des Integumentes enden. Letztere lassen sich vergleichen mit den Bündeln, welche in die innere Schicht des *Cycadeen*-Integuments, erstere mit denen, welche in die äußere Schicht dieses Integuments eintreten, und da diese beiden Schichten als miteinander verwachsene Integumente aufgefaßt werden können, meint

Miss SYKES, sich auch auf den Vergleich mit *Cardiocarpus* stützend, daß das sogenannte Perigon der weiblichen *Welwitschia*-Blüte in der Tat ein äußeres Integument des Ovulums ist.

Homologien zwischen den ♂ und ♀ Blüten.

Im Zentrum beider Blüten findet sich ein, wenn auch bei den männlichen reduziertes Ovulum. Ob das Integument dieses reduzierten Ovulums der ♂ Blüte dem äußeren oder dem inneren Integument des Ovulums der ♀ Blüte entspricht, läßt sich nicht entscheiden.

Die ♂ Blüte betrachtete STRASBURGER als einen amphisporangiaten Strobilus, die weibliche kann auch von Anfang an unisexuell gewesen sein.

Miss SYKES meint jedoch, daß der ganze *Welwitschia*-Kegel dem *Bennettites*-Strobilus homolog ist, indem sie „some at any rate of the intraseminal scales in *Bennettites* regards as the equivalent of the bracts of *Welwitschia*. The ovule (*Bennettites*) would thus be homologous with the female flower of *Welwitschia*“.

Sie betrachtet also das Perianth der ♀ *Welwitschia*-Blüte als ein Integument, etwa wie PEARSON als das Homologon des „basal husk“ von *Bennettites*. Weiter aber betrachtet sie die ♀ Blüte von *Welwitschia* + deren Stützbraktee als das Homologon des *Cycadeen*-Sporophylls! Ich schreibe hier wörtlich ab, was sie sagt über die

Comparison between *Welwitschia* and the *Cycads*.

A full discussion of the questions involved in this comparison cannot be entered into until the adult and seedling anatomy of *Welwitschia* has been further studied, but several points of striking resemblance between the anatomy of the Cones of *Cycads* and *Welwitschia* have already been described. The resemblance, carried as it is into minute details, such as the method of origin of the double bundles supplying the ovuliferous scales of the one and the flowers of the other, the presence of centripetal wood and inversely orientated bundles in connection with the bundles of the peduncles, and the occasional development of normal concentric bundles in various regions, makes it almost impossible that there should not be some relation between these forms.

Yet in the *Cycads* the cone, or so called flower, consists of an axis bearing scales on which the ovules and microsporangia occur, being therefore foliar in origin, while in *Welwitschia* a collection of cones forms an inflorescence, and each cone consists of an axis bearing scales with axillary ovules and microsporangia on stalks.

In *Welwitschia* it is difficult not to regard the ovule as cauline (the occurence of anomalous macrospores in the axis of the female cone is an argument for the cauline nature of the ovule), the morphological equivalent of an axillary bud, as probably also in the *Cordaitales*. Yet it seems possible that in view of other resemblances this difference in the position of the ovule may be regarded as secondary and each bract with its axillary ovule in the female cone of *Welwitschia* may be homologised with an ovuliferous scale of *Dioon*. In the former case as in the latter both scale and ovule have a common vascular supply; in *Welwitschia* it usually happens, that the bundle supplying the bract becomes separated early, but as in the *Cycads* it arises from the same

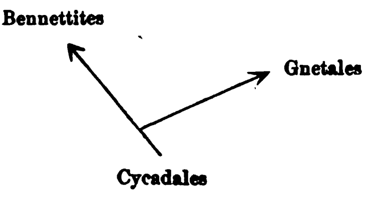
bundle in the stele and sometimes the two traces arise together from the stele and become free from each other later.

In *Gnetum* the bundles which supply the flowers and bracts have their origin in a common bundle which runs for some way in the cortex before branching. Such an arrangement supports the hypothesis that each „flower" represents a sorus which was originally borne on the bract.

The main difficulty in the alliance of *Welwitschia* with the *Cycads* which lies in the apparently axillary position of the flower in *Welwitschia* may perhaps be not insurmountable: it has been above suggested that this position may be a secondary development. In *Cycas* the seed is probably derived from a sorus consisting of only one fertile sporangium and is borne on the unmodified leaf, in the other *Cycads* the female sorus is similarly constructed and two of them are commonly associated with only a small specialised segment of the leaf, the ovuliferous scale: in *Welwitschia* it may be, that the female sorus, which has usually been termed the female flower, is derived exactly as in the latter group of genera, the bract being then equivalent to the specialised segment or ovuliferous scale. The scale must then be regarded as secondarily separated from the single sorus in connection with it.

The male flowers are rather more difficult to homologise; in the *Cycads* the male sporophyll bears a number of sori. It appears likely that *Welwitschia* is also derived from a form in which the fertile segment bore several sori, and the fertile segment is now metamorphosed into the bract, while the aggregation of placentae or sporangiophores bearing the several sori have given rise to the male „flower", this consists of a central sorus of one aborted macrosporangium and six peripheral stalked synangia, probably each originally equivalent to a sorus (sehr einleuchtend ist dies nicht, wo treffen wir bei *Cycadeen* Makro- und Mikrosporangien in einem Sorus an?). The bracteoles surrounding the flower may be perhaps compared with the emergences found surrounding the sorus of the *Schizeaceae*; on the other hand they may be derived from sterilised sporangiophores or even as a rudimentary encasement such as that from which the outer integument of the ovule has been derived. It does not seem to me possible to regard them as the equivalent of bracts and at present I think it would be rash to term them a perianth."

Schließlich meint Miss Sykes, daß die *Gnetalen* von den *Cycadalen* abgeleitet werden müssen, und zwar irgendwo bevor die *Bennettiten* sich abzweigen, also etwa so:



Wie gesagt, scheint mir die Arbersche Auffassung die richtigere und ich schließe also:

1) ♂ und ♀ Blüte von *Welwitschia* sind homologe Gebilde;
2) beide sind von einem bisporangiaten Pro-anthostrobilus herzuleiten, sind also dem *Bennettites*-Strobilus homolog;

3) die ♂ Blüte verrät durch das Vorhandensein eines reduzierten Ovulums noch ihre Abstammung aus einem bisporangiaten Strobilus;
4) die ♂ Blüte besteht aus 2 Perianthkreisen, 1 Staminalkreis, einem reduzierten Ovulum;
5) die ♀ Blüte besteht aus einem Perianthkreis und einem Ovulum mit einem einzigen, dem Auffangen des Pollens angepaßten Integument;
6) die ♀ Blüte hat im Vergleich zur ♂ den inneren Perianthkreis und den Staminalkreis verloren.

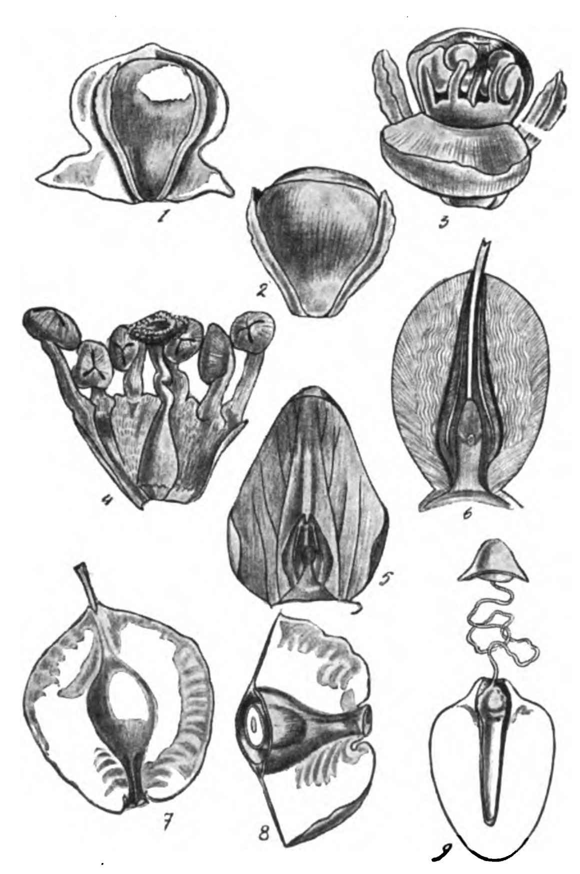


Fig. 197. Welwitschia mirabilis, nach HOOKER. 1 ♂ Blüte in der Achsel des Deckblattes. 2 Dieselbe ohne Deckblatt. 3 Dieselbe mit geöffnetem Perianth. 4 Dieselbe nach dem Entfernen des Perianths und Aufschlitzen der Staubblätter. 5 Junge ♀ Blüte in der Achsel des Deckblattes, nach STRASBURGER. 6 Erwachsene ♀ Blüte im Längsschnitt, nach STASBURGER. 7 Erwachsene ♀ Blüte. 8 Dieselbe quer durchschnitten. 9 Embryo im Endosperm, am Embryoträger hängend.

Betrachten wir jetzt die

x-Generation.

Das abgebildete Mikrosporangium zeigt die Pollenmutterzellen im Ruhestadium (Fig. 198, 2). Bei der weiteren Vergrößerung des Pollenfaches werden die Zellen der inneren Tapetumschicht bedeutend größer und fast immer binukleär (Fig. 198, 2 i.w), während die äußere Tapetumschicht stark abgeflacht wird, so daß die ganze Wand des Pollenfaches der von *Ephedra* ähnlich wird. Die Zahl der Chromosomen nach der Reduktionsteilung ist wahrscheinlich 25, zwischen den Tochterkernen wird keine Zellplatte gebildet, dann folgt die Aequationsteilung, wobei die Tochterkerne meistens in Tetraden liegen[1]). Dann werden zwischen

1) Wie bei Gnetum.

diesen Kernen in üblicher Weise Wände gebildet, überdies bildet sich um das ganze Plasma der Sporenmutterzelle eine neue Wand, und so liegen dann die 4 gebildeten Mikrosporen (Fig. 199, 2, 3) noch in der Wand der Mutterzelle. Diese letztere wird bald zerstört, und es differenziert sich um die Mikrospore die Exine und die Intine. Die Teilungen in der Mikrospore wurden nicht genau verfolgt, aber es können bald 3 Kerne nachgewiesen werden (Fig. 199, 5, 6). Von diesen wird einer

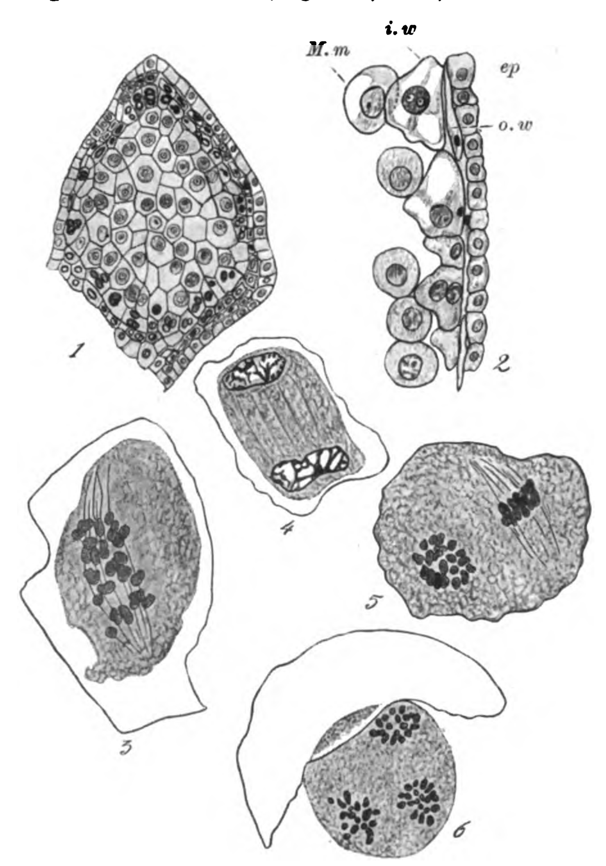


Fig. 198. Welwitschia mirabilis, nach PEARSON. 1 Längsschnitt eines jungen Pollensackes vor der Mikrosporenmutterzellenbildung. 2 Mikrosporenmutterzellen (M.m) kurz vor der Teilung, vergrößerte Tapetumzellen (i.w), abgeflachte Tapetumzellen (o.w) und Epidermis (ep). 3 Prophase der heterotypischen Teilung. 4 Telophase derselben. 5 Aequatorialplattenstadium der homotypischen Teilungen. 6 Anaphase derselben.

alsbald zerstört, ist also wohl ein Prothalliumkern. Die beiden anderen bleiben, und um einen derselben bildet sich eine Energide aus. Das reife Pollenkorn enthält also nach PEARSON eine generative Zelle, einen Schlauchkern (Fig. 199, 7, 8) und höchstens noch einen Rest des degenerierenden Prothalliumkernes. Weitere Untersuchung wäre hier erwünscht. Die Pollenkörner sind sehr klein, etwa 47 × 35 μ, und haben, wie die von *Ephedra*, longitudinale Streifen. Die Bestäubung wird hauptsächlich von der rot und gelb gezeichneten Hemiptere *Odontopus sexpunctulatus*, welche schon 1864 von BAINES auf *Welwitschia* angetroffen wurde, be-

sorgt[1]). Der Pollen wird von einem von der Mikropyle ausgeschiedenen Flüssigkeitstropfen aufgenommen, und oft erhält ein Ovulum so viele Pollenkörner (Fig. 199, 10), daß sie einen großen Teil des Mikropylarkanales ausfüllen. In dieser Flüssigkeit sinken sie wahrscheinlich infolge ihres Gewichtes unter und keimen, wenn sie auf der Nucellusspitze angelangt sind (Fig. 199, 11), oder auch wohl schon in der Flüssigkeit noch in einiger Entfernung von der Nucellusspitze.

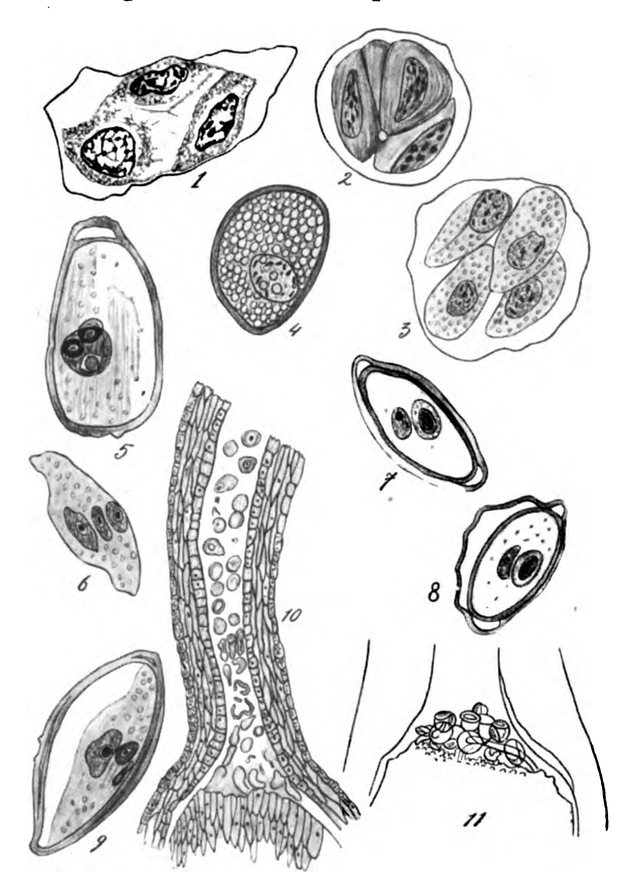


Fig. 199. Welwitschia mirabilis, nach PEARSON. 1 Zellwandbildung um die Mikrosporen. 2 Pollenmutterzelle mit 4 jungen Mikrosporen. 3 Idem. 4 Aeltere Mikrospore, mit einem Kern. 5 Gekeimte Mikrospore mit 3 Kernen. 6 Etwas älteres Stadium von der Seite gesehen. 7, 8 Erwachsene Pollenkörner. 9 Pollenkorn mit 3 Kernen. 10 Mikropyle mit vielen Pollenkörnern im Längsschnitt. 11 Pollenkörner auf der Spitze des Nucellus.

Das Ovulum und die ♀ x-Generation.

In jedem Ovulum ist nur eine Makrosporenmutterzelle vorhanden. Die Teilung wurde nicht gesehen, da aber oft 3 Makrosporen beobachtet wurden, erfährt wohl wenigstens die untere eine Aequationsteilung. Nur

1) Nach PEARSONS 2. Mitteilung; in seiner ersten meinte er noch, daß dieses Insekt keine Rolle bei der Bestäubung spiele.

eine Makrospore entwickelt sich, in einem Falle hatten zwei, in einem drei angefangen zu keimen. Die Makrospore ist meistens breiter an der Basis als an der Spitze, ihre Wand ist dick, aber nicht kutinisiert. Die erste Teilung des Kernes bei der Keimung läßt wahrscheinlich 25 Chromosomen erstehen (sicher: nicht weniger als 22, nicht mehr als 25), dann entstehen 4 Kerne (Fig. 201, 6) usw., bis etwa 1024 freie Kerne vorhanden sind. Die Kerne liegen jetzt dicht zusammen, eine jetzt eintretende Verlängerung, zumal des oberen Teiles der Makrospore, schafft aber Raum, und dadurch kommen die Kerne des oberen Viertels der Makrospore in weitere Entfernung voneinander zu liegen, als die der unteren drei Viertel. (Vergl. Fig. 202, 1 mit Fig. 202, 2.)

Die weiter auseinanderliegenden Kerne des oberen Viertels der Makrospore funktionieren sexuell, die einander mehr genäherten Kerne der unteren drei Viertels der Mikrospore, wenn auch potentiell den oberen gleich, bilden ein steriles Gewebe.

Fig. 200. Welwitschia mirabilis, nach PEARSON. 1 Längsschnitt durch die Spitze eines weiblichen Kegels, mit zwei in der Achse gelegenen Embryosäcken (A, B). 2 Makrosporenmutterzelle in der Prophase der heterotypischen Teilung. 3, 4, 5, 8, 9 Längsschnitte junger Ovula, die Entwickelung der Makrospore zeigend. 6 Makrospore im Längsschnitt. 7 Längsschnitt des Ovulums, dessen Nucellus in Fig. 5 stärker vergrößert dargestellt ist.

Der ganze Sack wird nun unvollständig septiert, und so werden Fächer von sehr unregelmäßiger Form und Größe gebildet. Die Fächer des oberen Viertels enthalten nur wenige Kerne, meistens nicht mehr als 6, die große Mehrzahl der Fächer der unteren drei Viertel enthalten viele, meistens 12 oder mehr Kerne; einige wenige nur gleichen denen des oberen Viertels, indem sie nur 6 oder weniger Kerne enthalten.

Die Fächer des oberen Viertels bilden nun bald schlauchförmige Auswüchse, welche in den Nucellus hineinwachsen und in die die Kerne und der größte Teil des Plasmas des Fächers eintreten (Fig. 202, 5, 6).

Diese Schläuche der Kompartimente des oberen Viertels wachsen nun den Pollenschläuchen entgegen, und die Befruchtung findet hier also nicht im Embryosack, sondern irgendwo zwischen der Spitze des Embryosackes und der Nucellusspitze statt. Ein Kern eines jeden Kompartimentes wird befruchtet, die übrigen gehen zugrunde.

In den unteren drei Viertel des Embryosackes bilden die Kompartimente keine Schläuche, werden auch nicht befruchtet, sondern es verschmelzen die Kerne eines jeden Kompartimentes zu einem

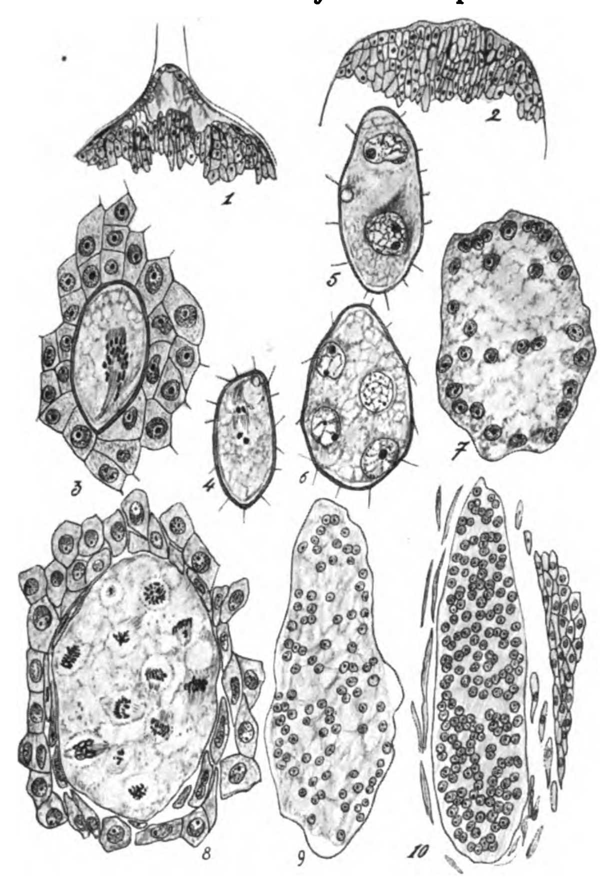


Fig. 201. Welwitschia mirabilis, nach PEARSON. 1 Längsschnitt durch die Spitze des Nucellus eines jungen Ovulums. 2 Aelteres Stadium. 3—10 Verschiedene Keimungsstadien der Makrospore.

Fusionskern (Fig. 203, 5—7). Die schlauchförmig auswachsenden Kompartimente des oberen Viertels und die nicht schlauchförmig auswachsenden der unteren drei Viertel werden also vor der Befruchtung gebildet.

Trotzdem will PEARSON dieses Kompartimentengewebe nicht als Prothallium deuten, spricht also, wenn er über die Schläuche der Kompartimente des oberen Viertels redet, nicht von Prothalliumschläuchen, sondern von Embryosackschläuchen. Offenbar sind die Kerne des oberen Viertels und die der unteren drei Viertel einander homolog, denn unter ungewöhnlichen Umständen, wenn die Kompartimente des oberen Viertels an

der Bildung von Schläuchen verhindert werden, können dessen Kerne miteinander verschmelzen und sich also betragen wie die Kompartimente der unteren drei Viertel; auch können einige wenige der Kompartimente des oberen Viertels schlauchlos bleiben und ihre Kerne verschmelzen lassen, während die anderen zu Schläuchen auswachsen, ja es kann sogar vorkommen, daß selbst in schon ausgewachsenen Schläuchen die Kerne

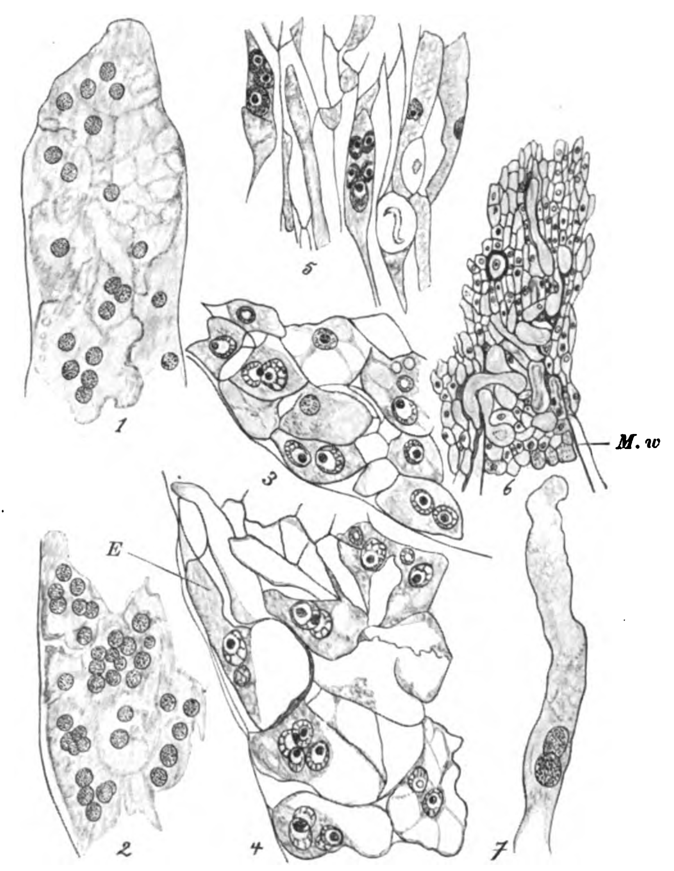


Fig. 202. Welwitschia mirabilis, nach PEARSON. 1 Längsschnitt durch die Spitze, 2 durch die Basis einer gekeimten Makrospore. In beiden Enden ist schon Andeutung einer Septierung des Plasmas vorhanden. Die so gebildeten Kompartimente des oberen Teiles werden sämtlich zu „Embryosackschläuchen" auswachsen, die Kompartimente des unteren Teiles bleiben steril. 3 Bildung der Kompartimente im oberen Teile eines älteren Embryosackes. 4 Längsschnitt durch den oberen Teil eines älteren Embryosackes, das Auswachsen der Kompartimente zu den „Embryosackschläuchen" hat angefangen, z. B. das als E bezeichnete Kompartiment. 5 Längsschnitt durch das Nucellusgewebe unmittelbar oberhalb des Embryosackes, in welches „Embryosackschläuche" vorgedrungen sind, eines derselben (etwa in der Mitte) enthält 5 Kerne. 6 Längsschnitt durch den oberen Teil des Nucellus eines älteren Stadiums, das weitere Vordringen der „Embryosackschläuche" in den Nucellus zeigend. M.w Der obere Teil der Makrosporenwand. 7 Ein älterer „Embryosackschlauch" mit 2 sexuellen Kernen.

noch miteinander verschmelzen. Andererseits kann es vorkommen, daß alle Kompartimente, auch die der unteren drei Viertel, zu Schläuchen auswachsen und ihre Kerne getrennt halten.

PEARSON hat also zweifellos Recht, wenn er meint, daß alle Kerne im Embryosack von *Welwitschia* homolog sind. Die Zellen der unteren drei Viertel des Embryosackes wachsen, nachdem sie einkernig geworden sind, zu einem ernährenden Gewebe aus, das PEARSON einen Trophophyt nennt.

Nun ist seine Auffassung die, daß bei *Welwitschia* kein Prothallium gebildet wird, sondern daß die ♀ x-Generation nur aus freien weiblichen Gametenkernen besteht. Aus diesem Grunde will er nicht von Prothalliumschläuchen reden, sondern er spricht von Embryosackschläuchen. Ein Teil dieser Gametenkerne verschmilzt mit einem ♂ Kern, wird also befruchtet, die anderen, und zwar der größere Teil, verschmelzen gruppenweise unter sich und bilden ein, also durch Verschmelzung weiblicher Gameten entstandenes Gewebe, den Trophophyten.

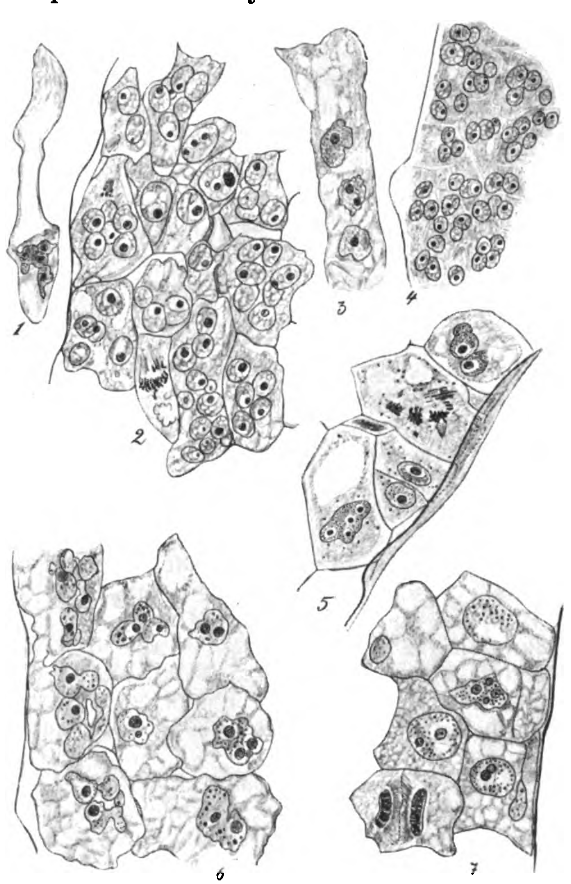


Fig. 203. Welwitschia mirabilis, nach PEARSON. 1 Ein älterer „Embryosackschlauch" mit 4 sexuellen Kernen, Fig. 3 zeigt ein älteres Stadium in welchem die Sexualkerne schon weiter auseinander liegen. 2 Längsschnitt durch den unteren Teil des Embryosackes, nachdem die Kompartimente gebildet sind, in einigen Kompartimenten sind die Kerne schon verschmolzen, die Figuren 5 und 6 zeigen weitere Stadien in die Verschmelzung der Kerne innerhalb der Kompartimente und Fig. 7 das Endstadium, in welchem infolgedessen alle Kompartemente einkernig geworden sind. Fig. 4 zeigt ein jüngeres Stadium als Fig. 2, die Kompartimente sind noch nicht gebildet.

Da auch im oberen Teile zwischen den zur Befruchtung bestimmten Kernen Verschmelzung von Gruppen weiblicher Kerne stattfinden kann, muß man Kompartimente, in welchen dies geschieht, ebenfalls zum Trophophyten rechnen.

Im Embryosack von *Welwitschia* finden sich also nach PEARSONS Meinung weibliche Kerne, von denen in der Regel das obere Viertel (außer den davon unbefruchtet bleibenden und also zugrunde gehenden) befruchtet wird, die unteren drei Viertel aber unbefruchtet bleiben und durch gruppenweise Paarung zum Trophophyten werden.

Abnormerweise können

1) vereinzelte Trophophytenzellen auch im oberen Viertel gebildet werden;

2) vereinzelte sexuelle Kompartimente, zu Schläuchen auswachsend, auch in den unteren drei Vierteln entstehen;
3) nur Trophophytenzellen gebildet werden;
4) nur schlauchförmig auswachsende sexuelle Kompartimente entstehen.

Was ist nun der Grund, daß PEARSON bei *Welwitschia* die Kerne des Embryosackes, trotzdem sie, ebenso wie bei allen anderen *Gymnospermen*, aus wiederholter Teilung des Makrosporenkernes entstehen, nicht als Prothalliumkerne sondern als Gametenkerne auffassen will? Der Grund ist

a) daß die des oberen Teiles befruchtet werden,
b) die des unteren Teiles miteinander fusionieren können.

Letzteres ist kein triftiger Grund, denn bei mancher *Conifere*, z. B. bei *Taxus*, kommt Verschmelzung von Kernen in zweifellosen Prothalliumzellen vor, und ersteres ist eigentlich nur ein Spiel mit Worten (es sei ohne jegliche Anzüglichkeit gesagt), denn offenbar sind alle Kerne einer x-Generation gleichwertig, und man kann sie, wenn man will, alle als potentielle Gametenkerne auffassen. Das ist aber kein Sprachgebrauch.

Ich sehe also zu der Annahme PEARSONS keinen Grund, und möchte die von ihm beobachteten Tatsachen in folgender Weise beschreiben.

Bei *Welwitschia* wird im Embryosack ein Prothallium gebildet, wie üblich vor der Befruchtung. Dieses Prothallium bildet sich in etwas abweichender Weise von dem SOKOLOWA-Typus der *Coniferen*, hat aber das mit diesem gemein, daß zunächst vielkernige Kompartimente gebildet werden. Auf diesem Stadium bleibt das ♀ Prothallium von *Welwitschia* stehen, eine Septierung der Kompartimente bis zur Bildung von einkernigen Prothalliumzellen, wie das bei den *Coniferen* und bei *Ephedra* geschieht, findet nicht statt. In diesem niedrig entwickelten ♀ *Welwitschia*-Prothallium hat nun eine Differenzierung stattgefunden, indem ein Teil der Kompartimente und natürlicherweise meistens diejenigen, welche im oberen Teile des Embryosackes liegen, den Pollenschläuchen entgegenwachsen und so befruchtet werden, der untere Teil aber meistens unbefruchtet bleibt und sich zu einem Ernährungsgewebe ausbildet.

Vergleichen wir dies mit *Gnetum Gnemon*, so ist der einzige Unterschied der, daß bei dieser Pflanze nur noch Kompartimentenbildung im unteren Teile des Prothalliums vor der Befruchtung stattfindet, im oberen Teile aber das Prothallium auf dem Stadium der freien Kerne stehen bleibt, und erst nach der Befruchtung auch dort verspätete Prothalliumbildung sich findet.

Es scheint sogar nicht unmöglich, daß es bei *Gnetum* Arten gibt, welche *Welwitschia* in den Vorgängen im Embryosack noch näher stehen als *Gnetum Gnemon*. Eine Untersuchung von *Gnetum Ula* an vollständigem Material wäre da sehr erwünscht. Von dieser Art erhielt ich in Buitenzorg, einer auftretenden Nucellarkrankheit wegen, sehr unvollständiges Material. Im oberen Teile des Embryosackes findet sich ein lockeres Gewebe, von dem wenigstens einzelne Zellen vielkernig sind, im unteren Teile ein festes einkerniges Gewebe. Pollenschläuche habe ich nie beobachten können und ich warf also damals die Möglichkeit auf, daß die zu Schläuchen auswachsenden oberen Zellen parthenogenetisch entwickelte Embryonen sein könnten, und erklärte sie für solche. Jetzt

scheint mir die Möglichkeit gar nicht ausgesch
untersuchten Stadien alle unbestäubten Nucelle
Schläuche Prothalliumschläuche wie die von *We*
eine Auffassung, welche PEARSON schon in einer
hat, indem er sagt: The curious tubular cells i
sac of *Gnetum Ula* (LOTSY 1903, Taf. 9, Fig. 2
which Dr. LOTSY believes to be parthenogen
suggestive of incipient embryo-sack tubes.

Kehren wir nach dieser Abschweifung zu *Welwitschia* zurück und betrachten wir die

Befruchtung

etwas näher. Wenn der Pollen zu keimen anfängt, vergrößert sich die generative Zelle, verlängert sich und steigt in den Pollenschlauch, hinter dem Pollenschlauchkern hinab (Fig. 205, 3). Der Pollenschlauchkern

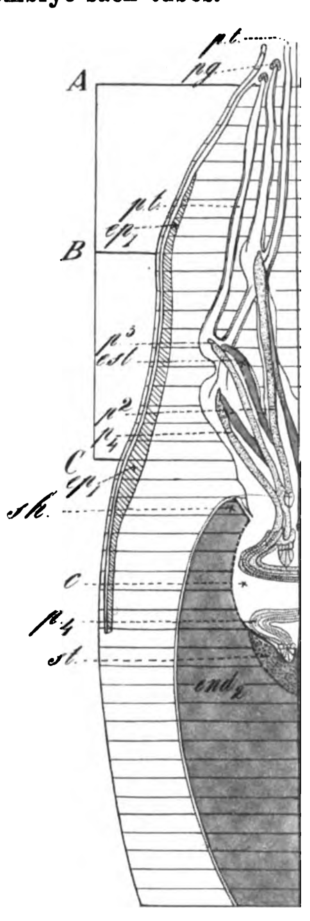


Fig. 204. Welwitschia mirabilis, nach PEARSON. Diagramm, zwei halbe Ovula im Längsschnitt zeigend, eines (das rechte) im Augenblicke der Befruchtung, das andere (linke) schon vorgeschrittene Proembryonen enthaltend. c Hohlraum im Endosperm, durch das Vordringen mehrerer Proembryonen verursacht, ep äußere Schicht des Nucellus, e.s.t Embryosackschläuche, int. Integument, mic. Mikropyle, n Nucellus, o Zygote, p dreizelliger Proembryo, p.g Pollenkorn, p.t Pollenschlauch.

zeigt meistens schon Degenerationszeichen, wen
in Fig. 204 erreicht hat, und schwindet schließlich
findet meistens irgendwo zwischen B und C der
überall im Nucellus oberhalb der Spitze des E
Stößt ein Pollenschlauch beim Hineinwachsen in
einen Prothalliumschlauch, so wächst er weite
sogar den chalazalen Teil des Nucellus erreicl
Kern der generativen Zelle teilt sich, und es
die generative Zelle selbst ungeteilt (Fig. 205
zwei einkernige Stücke zerlegt werden. Die ♂
kugelig bleiben oder sich verlängern. Entw

zur Befruchtung bestehen (Fig. 205, 9), oder es desorganisiert einer (Fig. 205, 10).

Sobald ein Prothalliumschlauch und ein Pollenschlauch sich begegnen, fusionieren sie an ihren Spitzen (Fig. 206, 4), und der vordere ♀ Kern des Prothalliumschlauches wird befruchtet, die anderen degenerieren dann; zwar wäre es theoretisch möglich, daß mehr als ein Kern des Prothalliumschlauches befruchtet würde, aber wenn es vorkommt, ist es offenbar sehr selten. Bei der Befruchtung dringt nach PEARSON der ♀ Kern in die generative Zelle ein, meistens, vielleicht immer sogar,

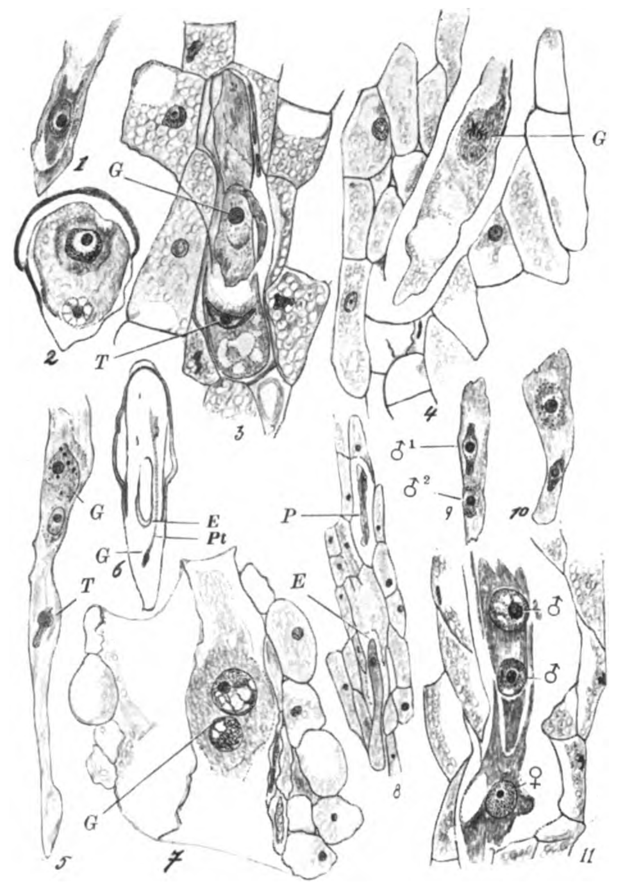


Fig. 205. Welwitschia mirabilis, nach PEARSON 1 Teil eines Pollenschlauches mit der generativen Zelle. 2 Pollen vor der Bildung des Pollenschlauches, oben die generative Zelle, unten der Pollenschlauchkern. 3 Pollenschlauch kurz nach dem Eindringen in den Nucellus, G generative Zelle, T Schlauchkern. 4 Die generative Zelle (G) in Teilung. 5 Pollenschlauch nach dieser Teilung, G Teilprodukte der generativen Zelle, T Schlauchkern. 6 Vordringen des Pollenschlauches in die chalazale Region des Ovulums, E Embryosack, Pt Pollenschlauch, G dessen generative Zelle. 7 Die generative Zelle (G) der Fig. 6. 8 Pollenschlauch (P) und „Embryosackschlauch" (E) sich entgegenwachsend. 9 Generative Zelle mit 2 Kernen ♂¹, ♂². 10 Idem, der vordere Kern viel kleiner als der hintere und offenbar degenerierend. 11 Pollenschlauch und „Embryosackschlauch" in Kontakt. ♂♂ männliche Kerne, ♀ weiblicher Kern.

wenn letztere sich noch innerhalb des Pollenschlauches befindet (Fig. 206, 5, 6), so daß hier auch das ♂ Plasma einen bedeutenden Anteil an der Bildung der Zygote nimmt. In letzterer Zeit ist übrigens auch bei *Coniferen* — ich erinnere nur an *Taxodium* — der Anteil ♂ Plasmas an der Zygotenbildung nachgewiesen. Ob je Befruchtung innerhalb des Prothalliumschlauches stattfindet, ist zweifelhaft. Ein Glück ist es also, daß die Befruchtung bei *Welwitschia* nicht bekannt wurde zur Zeit des Streites zwischen SCHLEIDEN und HOFMEISTER über die Embryobildung bei den höheren Gewächsen, da sie den Anhängern von SCHLEIDENs Meinung, es entstände der Embryo aus der Pollenschlauchspitze, ein willkommener Beweis gewesen wäre. Die Zygote (Fig. 206, 7—9),

deren Plasma nach PEARSON fast ganz ♂ Geschlechts ist, umgibt sich bald mit einer Membran und verlängert sich wie ein nach der Mikropyle gerichteter, dem von der *Gnetum Gnemon*-Zygote gebildeten ganz ähnlicher Fortsatz zeigt, zunächst in beiden Richtungen, bald aber nur noch nach unten hin. In vielen Fällen wächst dieser Proembryo in den Prothalliumschlauch, mit welchem der betreffende Pollenschlauch kopulierte, hinein, oft aber auch bohrt er sich einen eigenen Weg in das Nucellusgewebe. Bald begibt sich der Kern in die Spitze der verlängerten Zygote, teilt sich dort, und es wird eine kleine Zelle an der Zygotenspitze

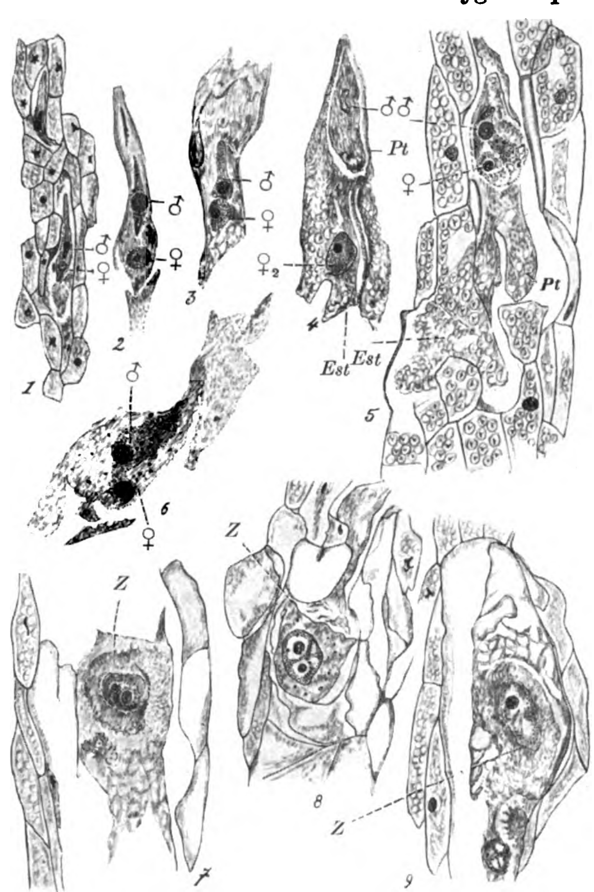


Fig. 206. Welwitschia mirabilis, nach PEARSON. 1 Weiblicher Kern (♀), vorgedrungen in die generative Zelle, ♂ ein männlicher Kern. 2 Der interessierende Teil der Fig. 2 stärker vergrößert. 3 ♂ und ♀ Kern im Innern der generativen Zelle fast in Berührung. 4, 5 Zwei sukzessive Schnitte durch einen Nucellus, einen „Embryosackschlauch" (Est) und einen Pollenschlauch (Pt) in Verbindung zeigend, in Fig. 5 ♂ und ♀ Kern im Innern der generativen Zelle, in Fig. 4 ein zweiter ♀ Kern noch im „Embryosackschlauch". 6 Eine generative Zelle, einen ♂ und ♀ Kern kurz vor der Fusion zeigend. 7—9 Bildung des Zygotekernes, bei 7 noch etwas von der Grenze zwischen dem ♂ und ♀ Kern sichtbar, bei 8 nur noch die Nukleolen getrennt. 9 Völlig verschmolzen.

abgeschnitten (Fig. 207, 5). Die obere der beiden so entstandenen Zellen teilt sich nicht weiter, sondern stellt den primären Suspensor dar, die untere Zelle teilt sich weiter und bildet zunächst 4 Initialzellen, aus welchen später entstehen:

a) 24 kortikale Zellen des sekundären Suspensors, welche den primären Suspensor berinden (Fig. 207, 9, R);
b) Embryonalplatte aus 8 Zellen bestehend;
c) Ein Ring von 16 Zellen um die Embryonalplatte;
d) Eine „Mütze" von 8 Zellen (Fig. 207, 13).

Wahrscheinlich — ältere Stadien sind noch nicht untersucht — entwickelt sich der eigentliche Embryo aus b, a ist nur ein Mittel, um

diesen Embryo in den Ernährungsteil des Prothalliums hineinzudrücken, und c) und d) sind nur Schutzschichten für den jungen Embryo.

Wird, was selten geschieht, nur ein Proembryo gebildet, so bohrt er sich meistens einfach in das Zentrum des Ernährungsprothalliums ein, sind deren mehrere vorhanden, so entsteht in letzteren meistens eine große Höhlung. Im reifen Samen bleibt aber immer nur ein Embryo übrig. Nach der Befruchtung wächst das Ernährungsprothallium bedeutend, und zwar ist das Wachstum am stärksten am antipodalen Ende. Schließlich wird es, wie die ganze ♀ Blüte, bilateral-symmetrisch, und nimmt endlich den ganzen früher vom Nucellus eingenommenen Raum ein; vom Nucellus bleibt nur eine dünne braune Außenschicht übrig.

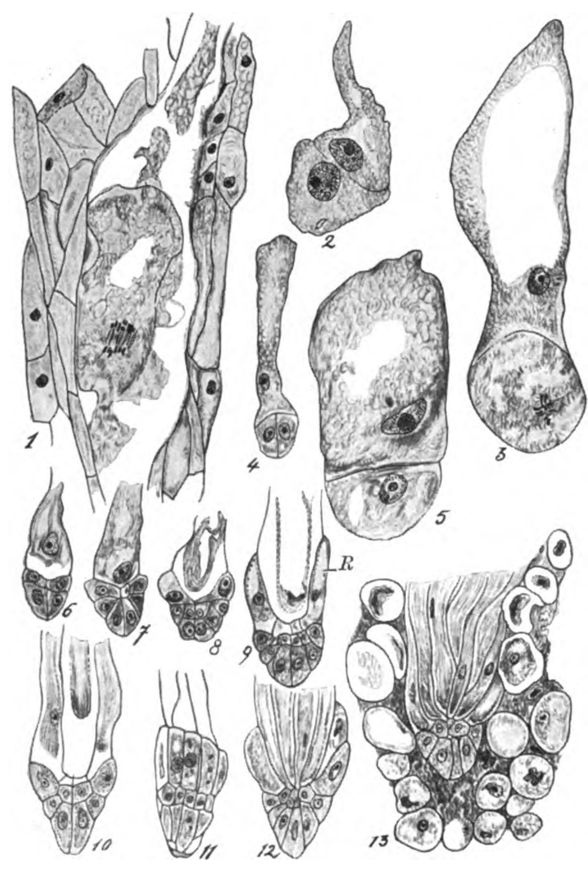


Fig. 207. *Welwitschia mirabilis*, nach PEARSON. 1 Erste Kernteilung in der Zygote. 2 Die Kernteilung vollendet, oben der primäre Suspensor. 3 Ein zweizelliger Proembryo mit dem Kern der Endzelle in Mitose. 4 Dreizelliger Proembryo. 5 Ein zweizelliger Proembryo nur etwas älter als Fig. 2. 6 Ein neunzelliger Proembryo mit 4 Initialzellen, auf welchen eine vierzellige Platte aufliegt. 7—13 Weitere Entwickelung des Embryos.

Als Resultat seiner Untersuchungen zerlegt PEARSON mit Recht die *Gnetales* in *Ephedroideae* und *Gnetoideae*, bringt zu ersteren *Ephedra*, zu letzteren *Gnetum* und *Welwitschia*.

Elfte Vorlesung.

Die Gnetales III.

Betrachten wir jetzt nun noch die Familie der

Gnetaceae

mit der einzigen Gattung

Gnetum.

Die Zahl der Arten ist noch nicht sichergestellt; im Sunda-Archipel wachsen nach KARSTEN wenigstens 13 Arten, welche Zahl wohl dieselbe ist wie die des ganzen tropischen Asiens, von diesen sind 12 Lianen, 1 baumartig (*Gn. Gnemon*); aus dem tropischen Amerika sind 7 Arten bekannt, eine Art von den Pazifischen Inseln und 2 schlingende Arten aus dem tropischen Afrika, nämlich: *G. Buchholzianum* aus Kamerun und *G. africanum* aus den Quetta-Bergen, etwa 120 Meilen von der Küste entfernt bei St. Paul de Loanda. Wenigstens 22 Arten gibt es also noch jetzt auf der Welt.

Die einzigen etwas besser bekannten Arten sind die asiatischen, auf welche sich untenstehende Betrachtung, die oft buchstäblich aus KARSTENS Aufsatz in Ann. Buitenzorg 1893 entliehen ist, bezieht. Der Stamm der *Gnetum*-Arten baut sich in allen Fällen aus Langtrieben und Kurztrieben auf.

Der erste Langtrieb geht als direkte Fortsetzung aus der Längsachse des Embryos hervor. Er verzweigt sich durch Achselsprosse, die teils unbegrenzt, Langtriebe, teils begrenzt, Kurztriebe sind. Die sekundären Langtriebe können wieder Langtriebe und Kurztriebe bilden, meistens aber bleiben sie unverzweigt. Die Kurztriebe können nur Kurztriebe machen.

Sehr häufig gehen von einer Blattachsel 2 oder sogar mehr gleiche oder ungleichnamige Verästelungen aus. Die Blätter stehen in dekussierten Paaren und sind sehr dikotylenartig; das Blatt weicht so sehr von allen *Gymnospermen* ab, daß niemand daran denken würde, ein nicht blühendes *Gnetum* für eine *Gymnosperme* zu halten.

Bei *Gnetum Gnemon* tragen sowohl die Langtriebe wie die Kurztriebe normale Blätter, bei den schlingenden Arten aber sind die Blätter der Langtriebe meistens zu Schuppen verkümmert[1]) und die Kurztriebe

1) Bei deren Keimpflanzen kann dies schon der Fall sein, oder aber der Langtrieb der Keimpflanzen trägt noch normale Blätter.

mit ihren, je nach Art, je 1—8 Blattpaaren besorgen allein die Photosynthese. Sogar die ersten Blattpaare eines Kurztriebes sind häufig zu Blattschuppen reduziert. Die Internodien der Kurztriebe sind weit kürzer als die der Langtriebe. Ihre kurzgestielten Blätter liegen infolge einer Drehung ihres Stieles alle ungefähr in einer Ebene, wodurch der Kurztrieb einem gefiederten Blatte nicht unähnlich sieht (Fig. 208, 4, 6).



Fig. 208. Nach KARSTEN. 1, 2 Keimpflanzen von Gnetum Rumphianum BECC. 3 Gnetum Gnemon. Zweig mit zahlreichen (androgynen) männlichen Infloreszenzen. 4, 5 Gnetum verrucosum KARSTEN. Junger und älterer Langtrieb mit zahlreichen Kurztrieben. 6 Gnetum Rumphianum BECC. Zweig mit fast reifen Früchten.

Die Unterschiede zwischen Lang- und Kurztrieben sind weit weniger auffallend bei der baumförmigen *Gnetum Gnemon* (Fig. 208, 3).

Sowohl die Kurz- wie die Langtriebe sind deutlich gegliedert und haben an beiden Enden mehr oder weniger stark angeschwollene Internodien, so daß diese mit keulenförmigen Verdickungen aneinander grenzen (Fig. 208, 3).

Die Blätter sind dunkelgrün, lederartig, an der Unterseite heller gefärbt. Die Form wechselt von oval oder elliptisch-oblong bis lanzettförmig; sie sind an der Spitze, häufig auch an der Basis, stark verschmälert und zugespitzt. Form und Größe wechseln an ein und demselben Individuum ganz außerordentlich; konstant ist die Nervatur, welche systematischen Wert hat.

KARSTEN unterscheidet 3 Typen:

1) Die Seitennerven ersten Grades verlaufen von der Mittelrippe aus bogenförmig dem Blattrande zu; es kommt nicht zur Ausbildung eines völlig geschlossenen, dem Rande parallelen Nervensaumes (Fig. 209, 1).

2) Die Seitennerven erster Ordnung verlaufen von der Mittelrippe aus in einem gegen die Blattspitze geöffneten spitzen Winkel ganz geradlinig gegen den Blattrand. In einiger Entfernung vom Rande gabelt sich jeder dieser Nerven in 2 ihm gleich starke Aeste, welche sich, nach Spitze und Basis dem Blattrande parallel laufend, an die betreffenden

Gabeläste der sich gleich verhaltenden nächstbenachbarten Seitennerven ansetzen und so im großen und ganzen eine den Blattumriß wiederholende Zickzacklinie bilden (Fig. 209, 2 und 4). Die Blätter dieser Gruppe sind also kenntlich an der strengen Parallelität der ganz geraden Nerven ersten Grades und an der zickzackförmigen Randlinie. An der Unterseite ragt nur der Mittelnerv hervor, die Seitennerven liegen völlig in der Ebene des Blattgewebes.

3) Zwischen diesen beiden Extremen liegt der 3. Typus, der dem Typus 2 wohl am meisten ähnlich sieht, aber von diesem sofort zu unterscheiden ist durch die, wie bei dem 1. Typus, stets auf der Unterseite vorragenden Seitennerven (Fig. 209, 3, 5). Sämtliche *Gnetum*-Arten, welche KARSTEN sah, und es gilt dies wohl für überhaupt alle, sind diöcisch, die Angaben über monöcische Formen sind auf das ganz regelmäßige Vorkommen reduzierter weiblicher Blüten in den männlichen oder androgynen Infloreszenzen zurückzuführen.

Männliche wie weibliche Infloreszenzen sind Rispen mit mehr oder weniger reichlicher Verzweigung. Sie treten an Kurz- oder Langtrieben blattachselständig, oft zu mehreren beisammen, seltener terminal (Fig. 210, 1), als Kurztriebe auf. Bei einzelnen Arten fanden sich die ♀ (Fig. 210, 4), seltener auch die ♂ Infloreszenzen kauliflor am alten Holz, und zwar an früheren Blattachseln entsprechenden Stellen, die immer wieder Blütenstände hervorbringen.

Fig. 209. Verschiedene Blattypen bei Gnetum. 1 Blattunterseite von Gnetum latifolium BL. (Typus 1). 2 Blattunterseite von Gnetum Rumphianum BECC. (Typus 2). 3 Blattnervatur von Gnetum Ula BROGN. (Typus 3). 4 Blattnervatur von Gnetum Rumphianum (Typus 2). 5 Blattunterseite von Gnetum funiculare BL. (Typus 3).

Die Verzweigung der Infloreszenzen ist wie diejenige der vegetativen Organe ursprünglich dekussiert, erscheint aber bisweilen durch Einschiebung zahlreicher Beisprosse besonders bei den amerikanischen Arten quirlig. Die letzten Verzweigungen resp. die einfachen unverzweigten Blütenstände sind Aehren (Fig. 210, 3, 5).

Jede Infloreszenz beginnt mit einem deutlichen, nicht verwachsenen Paar Blattschuppen (bisweilen zu wirklichen Blättern auswachsend). In den Achseln dieser Schuppen stehen die ersten Verzweigungen (Fig. 210, 2), und bei jeder weiteren Verzweigung wiederholen sich diese Schuppenpaare. Die Brakteenpaare der einzelnen Aehren sind zu je einer cupulaartigen, becherförmigen Bildung verwachsen (Fig. 210, 3, 5), und tragen in deren Achsel die Einzelblüten quirlförmig, infolge von Beiknospenbildung mehr oder weniger zahlreich.

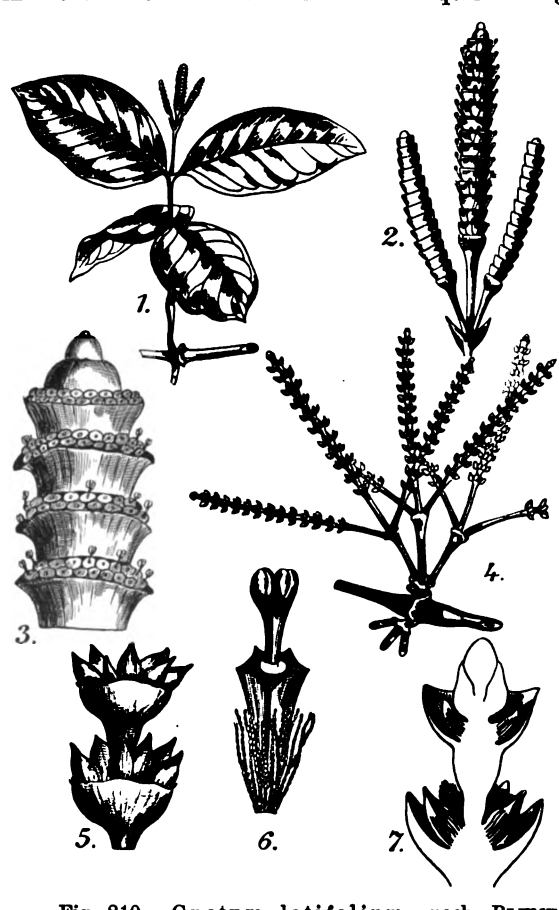


Fig. 210. **Gnetum latifolium**, nach BLUME. 1 Zweig mit endständiger ♂ Infloreszenz. 2 Selbige vergrößert. 3 Stück einer ♂ Infloreszenz. 4 Zweig mit seitenständiger ♀ Infloreszenz. 5 Ein Stück derselben. 6 ♂ Blüte. 7 Ein Längsschnitt durch einen solchen.

In den Achseln der Brakteen der ♂ Aehre finden sich 2—5 Quirle von ♂ Blüten übereinander, von einem Kranze unvollkommener weiblicher Blüten gekrönt (Fig. 210, 3).

Die Cupulae der ♀ Infloreszenzen tragen je nur einen Quirl fertiler weiblicher Blüten, deren Zahl von 4 bis 10 etwa wechselt (Fig. 210, 5).

Vollkommene, wie unvollständig entwickelte ♀ Blüten sind von zahlreichen, je aus einer Zellreihe bestehenden großen Haaren umgeben, welche in den ♂ Infloreszenzen zwischen den enggedrängten ♂ Blüten wenig zahlreich, zwischen diesen und der Cupula aber sehr zahlreich sind (Fig. 210, 6).

Bei den ♂ Infloreszenzen sind die einzelnen Brakteen einander derart genähert, daß die Basis der jüngern vom oberen Rande der nächstälteren gedeckt wird. Erst beim Hervorbrechen der Antheren wird der Zwischenraum ein wenig größer, doch bleibt der Kranz unvollkommener weiblicher Blüten stets verborgen. Nur bei *Gnetum Gnemon* ist auch in den ♂ Infloreszenzen zwischen den einzelnen Blütenknoten ein freies Stück der Achse sichtbar, und hier erreichen denn auch die ♀ unvollkommenen Blüten eine solche Größe, daß man diese Species sehr lange Zeit für monöcisch gehalten hat.

Die ♂ Einzelblüte besteht aus einem Perigon (Fig. 210, 6), das aus 2 medianen, untereinander früh verwachsenden Blättern hervorging, und

einem axilen Filament, dessen Gipfel 1 oder meist 2 einfächerige, durch einen transversalen Scheitelriß aufspringende Antheren trägt. Ueber die Anatomie des Filamentes sagt WORSDELL, Annals of Bot., Vol. XV, 1901, p. 767: „Bei *Gnetum* sind 2 Sporophylle ganz verbunden und bilden wie bei *Ephedra* eine einzige Säule. In Uebereinstimmung mit der radialen oder zylindrischen Struktur besteht das Gefäßbündel bei beiden[1]) Gattungen aus einem Gebilde, das ich als ein reduziert konzentrisches ansehen muß, von dem bloß die wenigen kleinen zentralen Spiraltracheiden, welche eine kreisförmige Gruppe bilden, übrig geblieben sind. Das Phloem fehlt, oder ist nicht zu unterscheiden von dem umgebenden Parenchym. In dieser Struktur des Sporophylls sehen wir einen alten Typus, der bei den *Coniferen* und rezenten *Cycadeen* verloren gegangen, aber bei *Bennettites* und *Ginkgo* vorhanden ist. Es ist sehr bemerkenswert, daß dieser alte Sporophylltypus mit entsprechender Gefäßbündelbildung in der sonst so vorgeschrittenen Gruppe der *Gnetaceen* erhalten wurde."

Die fertile weibliche Blüte besteht aus einem von 3 Hüllen umgebenen Nucellus (Fig. 214, 13). Die innere Hülle, zweifellos ein Integument, ragt als eine mehr oder weniger lange, den Pollen auffangende Röhre aus den Umhüllungen hervor; diese letzteren sind wohl als Perigon aufzufassen. Den unvollkommenen weiblichen Blüten der androgynen oder männlichen Infloreszenzen fehlt der innere Perianthkreis.

Wir gelangen also zu folgender Auffassung der morphologischen Bedeutung der verschiedenen Organe der weiblichen Blüten der *Gnetales*.

	Ephedra	Welwitschia	Gnetum
Hülle 1	Integument	Integument	Integument
„ 2	Perianth	—	Perianth
„ 3		Perianth	Perianth

Daß bei *Welwitschia* der innere Perianthkreis fortgefallen ist, folgt dort (vergl. S. 327) aus dem Vergleich mit der ♂ Blüte. Sowie über die Teile der *Welwitschia*-Blüte die Meinungen sehr verschieden gewesen sind, so auch über die der *Gnetum*-Blüte, wie aus folgendem hervorgehen mag.

Gnetum.

	BLUME 1848 EICHLER 1864	STRASBURGER 1872 KARSTEN 1893	BECCARI	LOTSY 1899
Hülle 1	Integument	Integument	Ovarium	Integument
„ 2	Integument	Integument	Homologon des Staminalkreises von Welwitschia	Perianth
„ 3	Ovarium	Integument	Perianth	Perianth

Die befruchteten Blüten wachsen stark heran, das „Endosperm" verdrängt den Nucellus bis auf geringe Reste am Scheitel. Das Integument schließt durch lokalisiertes Wachstum die Mikropyle mit verholztem Zellgewebe, liegt im übrigen aber dem Samen als unveränderte dünne Membran überall eng an. Der innere Perianthkreis wird zu einer sehr harten „Samenschale", der äußere Perianthkreis wird meistens fleischig, süßlich, und wird trotz der beiderseits scharf zugespitzten stechenden Sklerenchymfasern, mit denen er versehen ist, von Tieren gefressen, welche so die Samen verbreiten. Dieser äußere Perianthkreis hat in reifem Zustande stets eine intensive Farbe.

1) W. sagt drei, indem er auch Welwitschia betrachtet.

Sehen wir jetzt einmal, was über die x-Generationen bekannt ist. Vielleicht wird sich herausstellen, daß von den verschiedenen Arten

Gnetum Ula Brognart

Welwitschia in dieser Hinsicht am nächsten steht. *Gnetum Ula* ist ein schlingender Strauch, der von Karsten in Java am Sitoe Goenoeng gefunden wurde. Die Pflanze wird im Botanischen Garten zu Buitenzorg kultiviert. Die Langtriebe haben nach Karsten meistens keine Laubblätter, die Keimpflanzen sind normal beblättert. Männliche wie weibliche Infloreszenzen werden lediglich am alten Holze gebildet, die Art ist also cauliflor. Die Früchte sind langgestielt, ihre Gesamtlänge 3—4 cm,

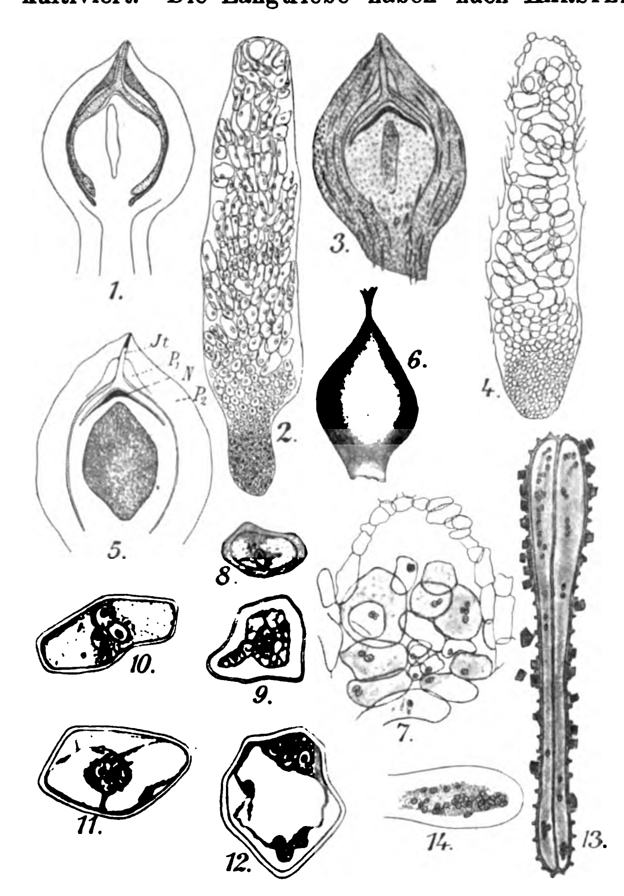


Fig. 211. Gnetum Ula, nach Lotsy. 1 Längsschnitt der Blüte, den Nucellus mit Embryosack, das Integument und die beiden Perianthe zeigend. 2 Embryosack der Fig. 1, deutlicher Unterschied zwischen dem unteren und dem oberen Teil des Embryosackes, oben Zellen zu Schläuchen ausgewachsen. 3 Längsschnitt einer jungen Frucht. 4 Ein Embryosack etwas jünger als der in der Fig. 2 abgebildete. 5 Ein Embryosack ganz vom vergrößerten Prothallium ausgefüllt. 6 Blüte, die weit hervorragende Integumentspitze zeigend. 7—12 Zellen aus dem oberen Teile des Embryosackes, 1—5-kernig. 13 Zwei sehr junge Embryosäcke mit freien Kernen. 14 Unterer Teil eines solchen.

wovon auf den Stiel 1—2 cm kommen. Die reife Frucht ist rötlichgelb, in eine kurze Spitze ausgezogen. Nach Karsten unterscheidet sich die Art scharf von dem ebenfalls javanischen *Gnetum funiculare* Bl. (früher von Karsten als *Gn. neglectum* Bl. bezeichnet) dadurch, daß in annähernd gereiften Samen die Achsenlinie von einem Strange großer, gewundener Schläuche eingenommen wird, nämlich von den Suspensoren mit ihren bereits an der Mutterpflanze entwickelten Embryonen, während der Embryo von *Gn. funiculare* sich wie bei *Gnetum Gnemon* erst im abgefallenen Samen entwickelt. Im Jahre 1898 versuchte ich die Embryologie dieser Art an einer in Buitenzorg kultivierten Pflanze klarzustellen, kam aber nicht zum Ziel, weil in jenem Jahre alle Nucelli von einer Krankheit befallen und durch diese zer-

stört wurden. In den Jahren 1899 und 1900 wurde von VALETON und mir eifrig gesammelt, aber ohne viel besseres Resultat, da die Pflanze nur dürftig blühte und die unangenehme Nucellarkrankheit, wenn auch in geringerem Grade, noch immer herrschte. Ich beschloß dann nach meiner Rückkehr aus Java, die erhaltenen lückenhaften Resultate in der „Flora“ zu veröffentlichen. Die jüngsten Stadien, welche ich zu Gesicht bekam, zeigen einen oder auch wohl zwei Embryosäcke in der Mitte des Nucellus. In diesem Stadium befindet sich im Embryosack (Fig. 211, 13, 14) ein protoplasmatischer Wandbelag, welcher eine große Anzahl freier Kerne enthält.

Das nächstältere Stadium (Fig. 211, 4) zeigt den Embryosack mit einer Zellenmasse erfüllt, welche im unteren Teil aus dicht aneinander schließenden Zellen, im oberen aus einem ganz lockeren Gewebe besteht. Ueberdies sind die oberen Zellen um vieles größer als die unteren. Der Unterschied zwischen diesen beiden Zellenarten wird bald bedeutend größer (Fig. 211, 2), auch zeigt sich bald am unteren Ende des Embryosackes ein Fortsatz, welcher wohl als Haustorium anzusehen ist.

Wie sich der protoplasmatische Wandbelag der Fig. 211, 13 in die Zellenmasse der Fig. 211, 4 umbildet, ist mir durch direkte Anschauung nicht bekannt geworden. Ich versuchte damals, diesen Vorgang durch Vergleich mit *Gnetum Gnemon* zu rekonstruieren, und es lag dann auf der Hand, die Zellen des oberen lockeren Teiles des Embryosackinhaltes von *Gnetum Ula* für durch Befruchtung entstandene Embryonen + „retarded Prothallium cells“ zu halten. Ich sagte aber damals (Flora 1894, p. 399): „Dagegen sprechen aber zwei Umstände, erstens der, daß ich nie einen Pollenschlauch bei dieser Species gesehen habe. Diesem Umstande wäre aber, der Dürftigkeit des Materiales wegen. kein entscheidender Wert beizulegen.“

Fig. 212. Gnetum Ula, nach LOTSY. Embryosack in älterem Stadium; die Zellen des oberen Teiles schlauchförmig ausgewachsen.

„Der zweite Umstand ist weit wichtiger. Er wird vom nächsten Stadium geliefert, welches in Fig. 212 abgebildet ist. Dieses Stadium ist das häufigste und läßt immer die hier abgebildeten Verhältnisse in klarster Weise erkennen. Es zeigt sich dort, daß sämtliche Zellen des oberen lockeren Gewebes zu schlauchförmigen Zellen auswachsen. . . . Wären diese Zellen durch Befruchtung entstandene Zygoten, so müßte die Zahl der eingedrungenen Pollenschläuche die Hälfte der Zahl dieser schlauchförmigen Zellen betragen, also eine sehr hohe sein. Unter solchen Umständen könnten die Reste dieser Pollenschläuche einem wohl kaum entgangen sein."

„Es ist also eine andere Erklärung zu suchen, und ich glaube, daß uns nichts übrig bleibt als anzunehmen, daß hier parthenogenetische Entwickelung vorliegt."

Das war, wie mir noch jetzt vorkommt, damals der einzig mögliche Schluß aus den beobachteten Tatsachen.

Er war also basiert auf dem Umstand, daß sämtliche Zellen des oberen Teiles des Embryosackinhaltes schlauchförmig auswachsen und keine Pollenschläuche gefunden wurden, während bei den anderen *Gnetum*-Arten dergleichen Schläuche erst nach der Befruchtung gebildet wurden. Jetzt aber wissen wir, daß bei *Welwitschia* die Zellen des oberen Teiles des Embryosackinhaltes vor der Befruchtung sämtlich schlauchförmig auswachsen, und es ist also sehr gut möglich, daß hier ein Stadium vor der Befruchtung vorliegt, das dem von *Welwitschia* ganz ähnlich ist. Um dies entscheiden zu können, ist die Kenntnis der älteren Stadien, sagen wir der „Befruchtungsstadien" bei *Gnetum Ula* nötig, und die Art wird hoffentlich bald daraufhin untersucht werden.

Auf die hier vertretene Möglichkeit hat schon Pearson hingewiesen, indem er in den Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B, Vol. 200, p. 387 in einer Fußnote sagt: „The curious tubular cells in the upper part of the Sac of *Gnetum Ula* (Lotsy 1893, Taf. 9, Fig. 2, 3, 4, Taf. 10, Fig. 1) which Dr. Lotsy believes to be parthenogenetic embryos, are very suggestive of incipient embryo-sac-tubes."

Für diese Auffassung würde auch der Umstand sprechen, daß diese zu Schläuchen auswachsenden Zellen oft mehrkernig sind (Fig. 211, 9—12). Sollte es sich — was nur eine Untersuchung einer vollständigen Serie von *Gnetum Ula* entscheiden kann — herausstellen, daß in der Tat diese Erklärung die richtige ist, so würde dies ein sehr schöner Beweis für die von Pearson angenommene nähere Verwandtschaft von *Welwitschia* und *Gnetum* sein.

Betrachten wir jetzt einmal

Gnetum Gnemon.

Die Pflanze ist nach der Beschreibung von Karsten ein nicht kletternder Strauch oder meist ein hin und wieder recht stattlicher Baum. Lang- und Kurztriebe sind weniger verschieden als bei den kletternden Arten, die Langtriebe sind normal beblättert. Blattform und Größe sind sehr variabel. Stattlichere Blätter zeigen 11—18 cm Länge und 4 - 7 cm Breite und waren eiförmig-oblong und lanzettlich, beiderseits zugespitzt und an der Basis verbreitert. Die auf den Molukken im Walde sich findenden Exemplare besitzen kleinere und steifere Blätter. Die Blattform ist im Osten des Archipels durchweg schmäler und spitzer als auf

Java. Die Pflanze ist diöcisch, die ♂ Pflanzen scheinen auf Java relativ selten zu sein, sie sind jedenfalls auf den Molukken weit zahlreicher. Männliche wie weibliche Infloreszenzen sind meist einfache Aehren, doch finden sich auch nicht eben selten mehr oder weniger verzweigte Rispen vor. Die Brakteen der männlichen androgynen Infloreszenzen sind kurz, so daß die zahlreich in jedem Blütenknoten vereinigten ♂ Blüten offen zutage liegen. Die unvollkommenen ♀ Blüten der androgynen Infloreszenzen sind von auffallender Größe. Die Infloreszenzachse ist zwischen den Blütenknoten der ♂ Infloreszenz sichtbar und jedesmal aus schmaler Basis nach oben verdickt.

Die reifen Früchte sind rot, ungestielt und sehr verschieden in Größe und Form. Die Art ist in ganz Niederländisch Indien und weiter kultiviert und in zahlreichen Varietäten vorhanden, sie ist wohl nur in den Molukken, z. B. auf Amboina, wild.

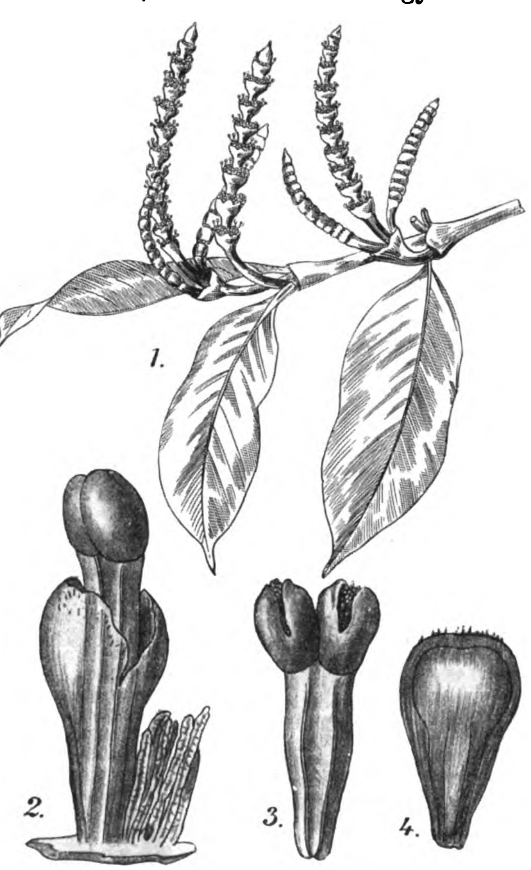


Fig. 213. Gnetum Gnemon, nach KARSTEN und BLUME. 1 Zweig mit männlichen Infloreszenzen. 2 ♂ Blüte. 3 Stamen. 4 Perianth.

Die x-Generation.

Die Zahl der zur Keimung gelangenden Makrosporen ist bei *Gnetum Gnemon* ziemlich groß (Fig. 215, 6), jedoch kommt schließlich nur eine zur vollständigen Entwickelung.

Dabei teilt sich der Makrosporenkern, bis eine große Zahl von Kernen vorhanden ist (Fig. 215, 3, 4, 6, 7). Dann findet eine Aenderung in der Kontur des Embryosackes statt, indem irgendwo unterhalb der Mitte eine Einschnürung sich bildet (Fig. 215, 7). Bis jetzt sind nur freie Kerne im Embryosack vorhanden, dann aber findet im unteren Teile Zellbildung statt, es entsteht dort ein Prothallium (Fig. 215, 8). Dieses Prothallium kommt nur an gutem Material zur Beobachtung, in zahlreichen Fällen sah ich bloß Embryosäcke mit freien Kernen, das einzige gute Material für meine Untersuchungen erhielt ich damals von einem einzigen ♀ Baum, in dessen unmittelbarer Nähe ein ♂ stand. Es war also notwendig, zunächst zu bestimmen, ob dieses Prothallium in der Tat schon vor der Befruchtung vorhanden war. Ich schrieb damals[1]: „Dieses Prothallium, wie ich es

1) Buchstäbliche Uebersetzung aus dem Englischen.

nennen will, ist zweifellos vorhanden, wenigstens in vielen Fällen, bevor Befruchtung stattgefunden, d. h. bevor ein Pollenschlauch den Embryosack erreicht hat. Diese Tatsache kann leicht festgestellt werden, wenn man den Embryosack mittels einiger Nadeln aus dem Nucellus herauspräpariert und unterm Mikroskop herumdreht. Falls Pollenschläuche den Embryosack erreicht haben, können sie so leicht gesehen werden. Ich bin nicht imstande, bestimmt zu sagen, ob dieses (Prothallium) ohne Bestäubung gebildet wird, d. h. ohne den Reiz eines in den Nucellus

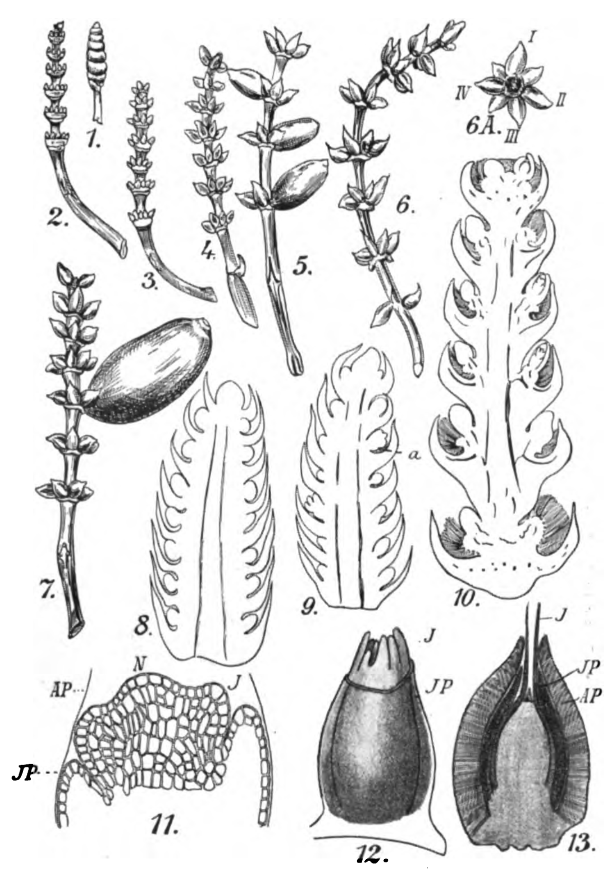


Fig. 214. Gnetum Gnemon, nach LOTSY. 1 Sehr junge ♀ Infloreszenz, die Cupulae einander noch ganz genähert, die Brakteen der unteren Cupula angedrückt. 2 Die Cupulae auseinander gerückt, die Infloreszenz krümmt sich nach aufwärts. 3 Junge ♀ Infloreszenz fast aufrecht, die Internodien haben sich weiter verlängert. 4 Etwas älter, die älteren Blüten eben bestäubt. 5 Aelteres Stadium, 3 junge Früchte angesetzt. 6 Stadium etwas älter als 4, die mikropylären Stigmata deutlich sichtbar. 6A Ein Kreis von Blüten aus dieser Infloreszenz, die Blüten I, II, III, IV befruchtet, die anderen nicht. 7 Infloreszenz mit einer reifen Frucht. 8 Längsschnitt eines Stadiums etwas jünger als das der Fig. 1. In den Achseln der Cupulae sind die Ringwälle schon gebildet. 9 Etwas älteres Stadium, Anlage der Blüten sichtbar und bei a schon Paraphysen gebildet. 10 Längsschnitt einer Infloreszenz etwas jünger als die der Fig. 2, Blüten in verschiedenen Entwickelungsstadien und Paraphysen zeigend. 11 Längsschnitt einer Blütenanlage, vom äußeren Perianth (AP) nur die innere Kontur gezeichnet, IP Inneres Perianth, I Integument, N Nucellus. 12 Oberflächenansicht einer jungen ♀ Blüte nach Entfernung des äußeren Perianths, das fingerförmige Integument (I) zeigend. IP Inneres Perianth. 13 Längsschnitt einer erwachsenen ♀ Blüte. AP Das fleischige äußere Perianth, IP das innere steinige Perianth, I Integumentales Stigma.

hineinwachsenden Pollenschlauches, aber es ist sicher, daß es gebildet wird, bevor der Pollenschlauch den Embryosack erreicht hat; es ist also kein Produkt der Befruchtung, ebensowenig wie die Ovula in Blüten, welche noch vor ihrer Bildung bestäubt werden (gewisse *Cupuliferen* etc.), als Befruchtungsprodukte betrachtet werden können.“

Trotzdem hieraus wenigstens hervorgeht, daß ich die Sache eingehend überlegt habe, meint COULTER (The Embryosac of *Gnetum Gnemon*, Bot. Gaz., Vol. 46, 1908) aus seinen Präparaten schließen zu können, daß dieses von mir als Prothallium beschriebene Gewebe nicht

innerhalb des Embryosackes, sondern außerhalb desselben liegt. Ich hätte ein unterhalb des Embryosackes gelegenes Ernährungsgewebe für ein Prothallium gehalten. COULTER sagt:

„The „antipodal tissue“ described by LOTSY as occurring in *Gnetum* at the fertilization stage is a sharply differentiated nutritive tissue developped in the nucellus beneath the embryo sac, which at this stage contains only free nuclei, as described for other species of *Gnetum.*“

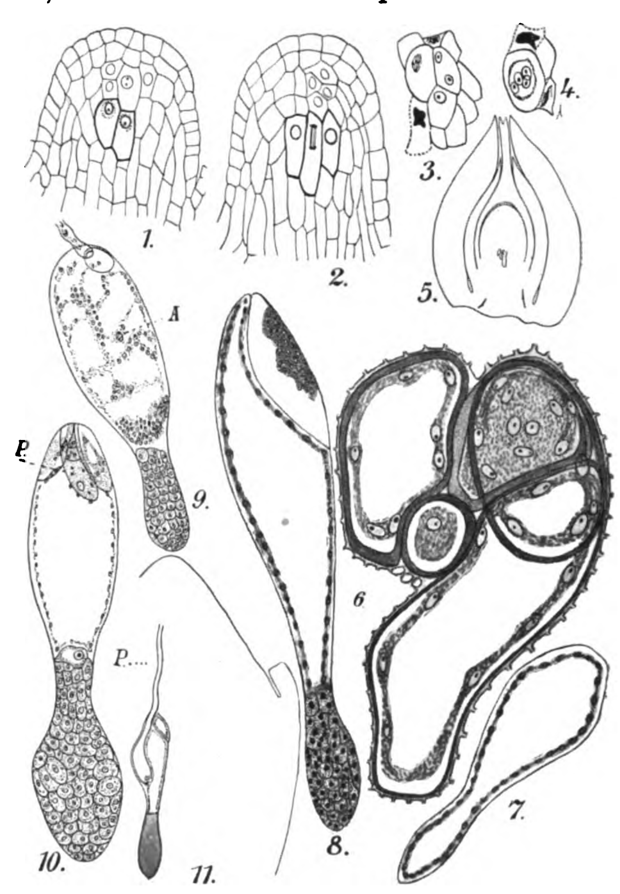


Fig. 215. Gnetum Gnemon, Fig. 1—4 nach STRASBURGER, die übrigen nach LOTSY. 1 Nucellus mit Embryosackmutterzellen (die Kontur derselben von mir dicker angegeben). 2 In der mittleren Embryosackmutterzelle die erste Kernteilung. 3 Bildung der Makrosporen. Die beiden rechten Schwesterzellen entwickeln sich beide zu Embryosäcken. Von der linken Embryosackmutterzelle entwickelt sich nur die obere Tochterzelle, die untere, deren Kontur durch eine gebrochene Linie angegeben ist, geht zugrunde. 4 Zwei Tochterzellen einer Makrosporenmutterzelle, die obere degeneriert, die untere ist schon ein gekeimter Embryosack. 5 Längsschnitt einer erwachsenen Blüte, die Lage der Embryosäcke zeigend. 6 Die Embryosäcke der Fig. 5 bei starker Vergrößerung. 7 Embryosack, die Einschnürung unterhalb der Mitte und viele freie Kerne zeigend. 8 Prothalliumbildung im unteren Teile des Embryosackes; die Prothalliumzellen sind noch vielkernig (der Deutlichkeit wegen sind die Kerne hier schwarz angegeben, die Figur ist eine verkleinerte Reproduktion der Fig. 29, Pl. IV meiner Gnetum-Arbeit, Annal. du Jardin bot. Buitenzorg, XVI). Ein zerdrückter Embryosack ist nahe der Spitze rechts sichtbar. 9 Embryosack, in welchem das Prothallium schon einkernig geworden ist, oben ein eingedrungener Pollenschlauch, bei A ein eingedrungener ♂ generativer Kern. Dieser Embryosack wurde aus dem Nucellus herauspräpariert und danach der Länge nach halbiert. 10 Schon befruchteter Embryosack. Oben 4 zerdrückte Embryosäcke, zwei links und rechts, zwei in der Mediane gelegen. P eingedrungener Pollenschlauch. 11 Längsschnitt eines Teiles des Nucellus, das Eindringen des Pollenschlauches P in den Embryosack zeigend.

Wie COULTER, der gar keine Befruchtungsstadien sah, wissen kann, daß die von ihm untersuchten Embryosäcke sich auf dem Befruchtungsstadium befanden, sagt er nicht. Sicher aber ist das von ihm gesehene Gewebe unterhalb des Embryosackes nicht von mir fälschlich als Prothallium aufgefaßt worden. Das folgt schon aus einem Vergleich meiner Figuren (Pl. IV, 28 und 29, hier reproduziert als Fig. 215, 7, 8),

welche deutlich zeigen, daß das Prothallium sich im Innern des unteren Teiles des Embryosackes unterhalb der Einschnürung bildet, es wird aber zur Gewißheit dadurch, daß die Zellen dieses Gewebes, wie Fig. 29 (hier reproduziert als Fig. 215, 8) zeigt, zum großen Teile mehrkernig sind wie die des Prothalliums von *Welwitschia*, und nicht einkernig wie die des außerhalb des Embryosackes gelegenen, von COULTER beschriebenen Gewebes. Ich habe diese Vielkernigkeit nicht nur in der Fig. 29 (Fig. 215, 8) gezeichnet, sondern auch auf S. 98 darauf hingewiesen, indem ich sagte[1]):

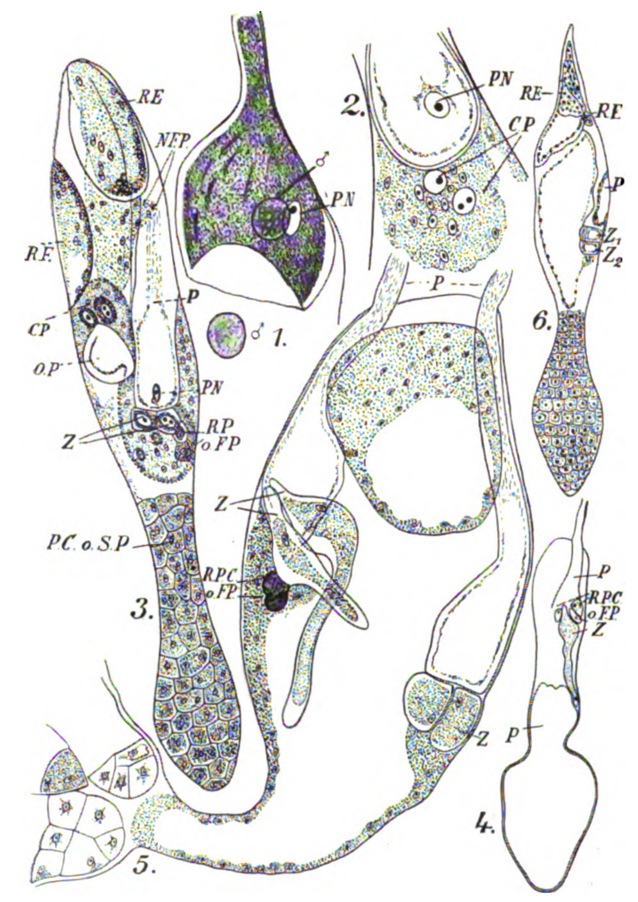


Fig. 216. Gnetum Gnemon, nach LOTSY. 1 Eben aufgesprungener Pollenschlauch nach dem Eindringen in den Embryosack. ♂♂ die beiden männlichen Kerne, P.N Schlauchkern. 2 Teil eines Embryosackes sofort nach der Befruchtung. PN Pollenschlauchkern, noch im Pollenschlauch. C.P Kopulationsprodukte der beiden ♂ Kerne je mit einem Kern des ♀ Teiles des Embryosackes. 3 Embryosack, in welchen 2 Pollenschläuche vorgedrungen sind. RE Zerdrückte Embryosäcke. P einer der Pollenschläuche. OP Oeffnung des zweiten Pollenschlauches. P.N Schlauchkern. Z Zygoten. C.P Kopulationsprodukte, sich eben mit dichterem Plasma umgebend. N.F.P Kerne des fertilen Teiles. R.P. o. F.P Verspätete Prothalliumzellen des fertilen Teiles. P.C. o. S.P Prothalliumzellen des sterilen Teiles. 4 Embryosack nach der Befruchtung. Buchstaben wie in Fig. 3. 5 Oberer Teil eines Embryosackes, in welchem 2 Pollenschläuche vorgedrungen sind. Buchstaben wie in Fig. 3.

„Während wir den fertilen Teil des Embryosackes studierten, haben wir den sterilen Teil aus dem Auge verloren. Dieser hat aber inzwischen wichtige Veränderungen erlitten. Als wir ihn zuletzt sahen (Fig. 29, Pl. IV), war er klein und nahm bei weitem den kleinsten Teil des Embryosackes ein, während er in Fig. 59, Pl. X außerordentlich herangewachsen ist und bei weitem den größten Teil desselben einnimmt. Wir sehen[2]), daß in Fig. 29, Pl. IV mehrere Zellen noch eine Anzahl von Kernen enthalten, während dies in Fig. 34, Pl. V,

1) Buchstäbliche Uebersetzung aus dem Englischen.
2) Jetzt von mir gesperrt.

schon nicht mehr der Fall ist, indem jede Zelle nur einen enthält."

Ich glaube also meine damalige Auffassung aufrecht halten zu müssen und glaube, daß das Coulter zur Verfügung stehende Material zu jung war, um das von mir beschriebene Prothallium zu sehen.

Der obere Teil des Embryosackes bleibt auf dem Stadium der freien Kerne stehen und erwartet so die Befruchtung. Wenn der Pollenschlauch sich dem Embryosacke nähert, enthält er einen Schlauchkern und zwei Spermakerne (Fig. 216, 1). Ein oder mehrere Pollenschläuche dringen

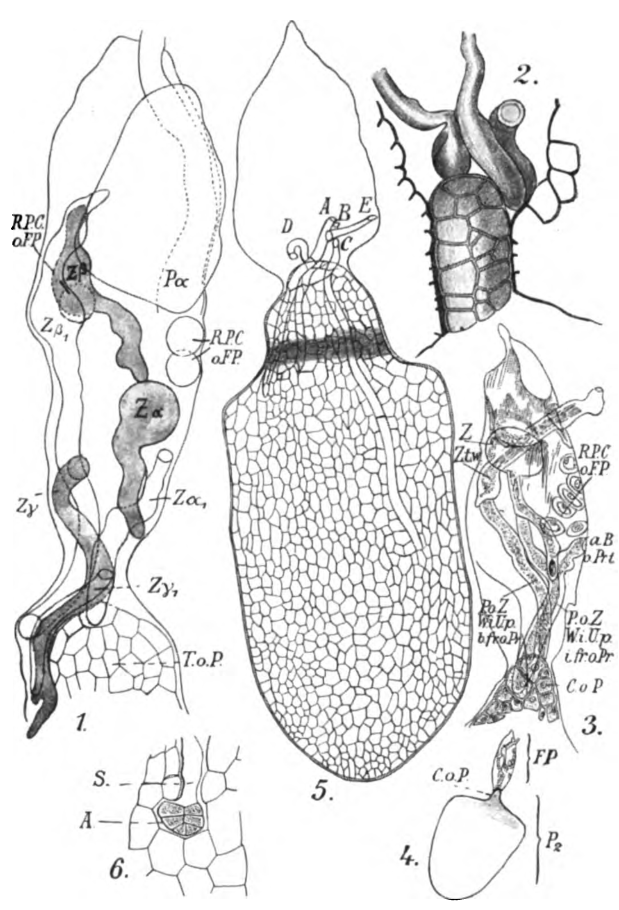


Fig. 217. Gnetum Gnemon, nach Lotsy, Fig. 6 aber nach Bower. 1 Embryosack nach Auflösung des Inhaltes mittels Chloralhydrates. Der Embryosack enthält 3 Paare von Zygoten. $Z\alpha$ und $Z\alpha'$ gehören zu Pollenschlauch $P\alpha$, $Z\beta$ und $Z\beta_1$ zu einem anderen, im Schnitt nicht sichtbaren Pollenschlauch, $Z\gamma$, $Z\gamma'$ ebenfalls zu einem im Schnitt nicht sichtbaren dritten Pollenschlauch. Der Proembryonalschlauch $Z\gamma$ verzweigt sich, nachdem er das Prothallium erreicht hat. Das ist meistens der Fall. T.o.P Spitze des Prothalliums. R.P.C.o.F.P Verspätet gebildete Prothalliumzellen des fertilen Teiles. 2 Proembryonalschläuche an der Spitze des Prothalliums angelangt. 3 Embryosack nach der Bildung der Proembryonen. Z Zygote in normaler Weise keimend. Z.t.w Zygote, deren Embryonalschlauch in verkehrter Richtung geht. P.o.Z. Wi.Up.b.fr.a.Pr Proembryonalschlauch von einer nicht sichtbaren Zygote, hinter dem Prothallium verschwindend. P.o.Z. Wi.Up.i.fr.o.Pr Idem, vor dem Prothallium verlaufend. a.B. o.Pr.t Abnormer Zweig dieses Proembryonalschlauches in verkehrter Richtung verlaufend. R.P.C.o.F.P Verspätet gebildete Prothalliumzellen des fertilen Teiles.

in den Embryosack ein, entweder an dessen Spitze oder an den Seiten, aber immer oberhalb der Einschnürung, d. h. in den Teil, welcher nur freie Kerne enthält. Ein jeder dieser Pollenschläuche läßt seine zwei Spermakerne in den Embryosack übertreten, wo ein jeder von ihnen mit einem der Embryosackkerne kopuliert. Je zwei Kopulationsprodukte (C.P Fig. 216, 2), gehören also zu jedem eingedrungenen Pollenschlauch. Die Kopulationskerne sind bedeutend größer als die unbefruchtet gebliebenen Embryosackkerne und demnach leicht kenntlich. Jeder Kopulationskern umgibt sich mit einer dichteren Plasmamasse (Fig. 216, 3 C.P) und die so gebildete Zygote bildet eine Zellulosemembran (Fig. 216, 3 Z, 5 Z).

Einige der unbefruchtet gebliebenen Embryosackkerne umgeben sich mit Plasma und Zellulosewänden und bilden so noch verspätet Prothalliumzellen (Fig. 216, 3 R.P. o. F.P), die anderen gehen zugrunde.

Die Zygoten verwachsen oft mit den Spitzen der zugehörigen Pollenschläuche (Fig. 216, 6, 5 rechts), analog mit *Welwitschia*, wo sie oft, vielleicht immer, in der Pollenschlauchspitze gebildet werden, und gleichen dann sehr einem Proembryo mit Suspensor. Bisweilen bleiben aber auch die Zygoten frei (Fig. 216, 7, 5 links). Schließlich wachsen sie zu langen schlauchförmigen Proembryonen aus, deren Kern sich nach der Spitze begibt. Sie wachsen auf das Prothallium zu (Fig. 217, 2) und dringen in dasselbe, meistens sich zwischen die Wand des Embryosackes und das Prothallium eine Strecke einschiebend, ein (Fig. 217, 3, 5). Später wächst das Prothallium stark heran, zerstört das Nucellargewebe, und schließlich sieht man nur noch an der Spitze des Samens einige Nucellarreste. Auf diesem Stadium fällt der Same ab, die Embryoentwickelung findet weiter (Fig. 217, 6) im abgefallenen Samen statt.

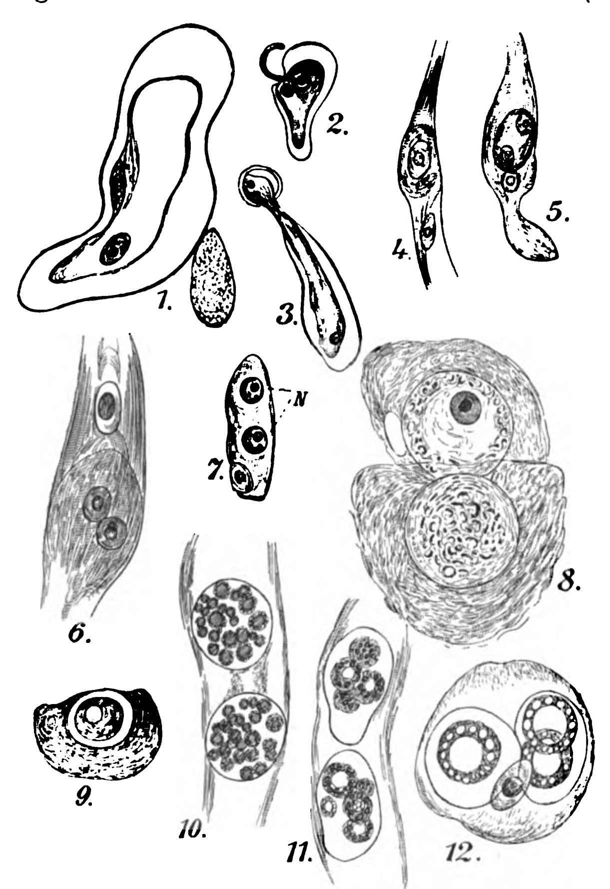


Fig. 218. Nach Karsten. 1—6 Keimung des Pollenkornes von Gnetum funiculare. 4—6 Gruppe des Pollenschlauchkernes und der generativen Zelle mit einem, dann mit zwei generativen Kernen im Pollenschlauch, in Fig. 3 die Exine ausnahmsweise nicht abgesprengt, sondern vom Schlauche durchbohrt. 7, 12 Gnetum Rumphianum. 8—11 Gnetum ovalifolium. 7—12 Die generative Zelle mit den generativen Kernen des Pollenschlauches.

Der Embryosack von *Gnetum Gnemon* stimmt also völlig mit dem von *Welwitschia* überein. Früher, als man meinte, daß die Prothalliumschläuche von *Welwitschia* auswachsende Archegoninitialen wären, wie Strasburger sie beschrieb, müßte man meinen — und auch ich war dieser Meinung —, daß *Welwitschia* ganz zwischen *Ephedra* und *Gnetum Gnemon* vermittelte. Jetzt geht das nicht mehr, und *Welwitschia* muß vielmehr als in einem Punkte weiter vorgeschritten als *Gnetum Gnemon* gelten, indem bei *Welwitschia* eine Anpassung zustande gekommen ist, welche die Embryosackkerne den Pollenschläuchen entgegenführt. Die Differenzierung in einen fertilen und einen nutritiven Prothalliumteil ist aber

bei *Gnetum Gnemon* weiter vorgeschritten, indem die Prothalliumbildung im oberen Teile des Embryosackes erst viel später als bei *Welwitschia* stattfindet, so daß hier der obere Teil des Embryosackes lange auf dem Stadium der freien Kerne verharrt.

Noch viel weiter ist das bei allen übrigen, bis jetzt bei *Gnetum* bekannt gewordenen Arten gegangen. Bei diesen wird nämlich nach den Untersuchungen KARSTENS vor der Befruchtung gar kein Prothallium gebildet, sondern der Embryosack schon befruchtet, wenn nur noch freie Kerne in ihm vorhanden sind.

Daß außer der früheren Prothalliumbildung im unteren Teile des Embryosackes bei *Gnetum Gnemon* die Dinge bei den übrigen *Gnetum*-Arten genau so verlaufen, mag aus folgender Zusammenstellung der KARSTENschen Resultate hervorgehen.

„Der (oder die) aus dem umfangreichen sporogenen Gewebe siegreich hervorgehende Embryosack füllt sich bei stetig fortschreitender Vergrößerung mit gleichmäßig im plasmatischen Wandbelag verteilten Kernen.

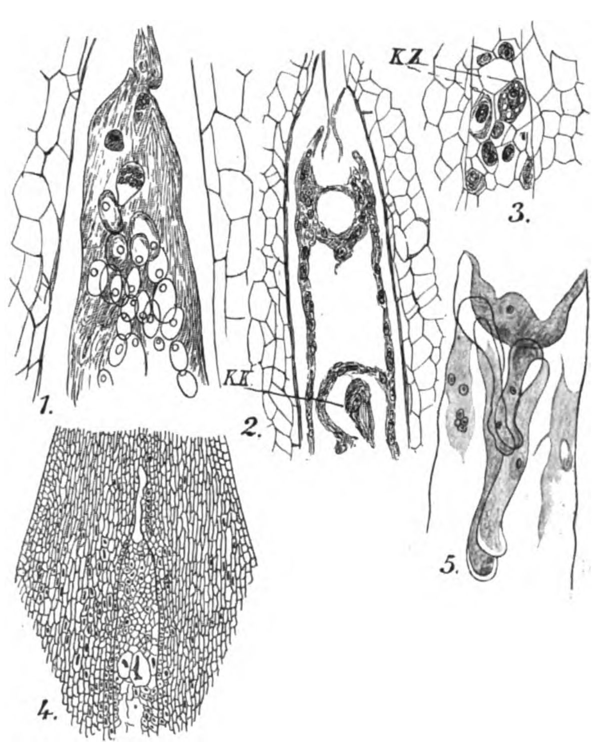


Fig. 219. Nach KARSTEN. 1 Gnetum Rumphianum, Befruchtung, Uebertritt des Pollenschlauchinhaltes in den Embryosack, Berührung eines generativen Kernes mit einem Eikern. 2, 3 Gnetum ovalifolium, Stadium nach der Befruchtung, und zwar 2 unmittelbar nachher. K.K Keimkern, K.Z Keimzelle. 4, 5 Gnetum spec. Amboina. 4 Endosperm im Embryosack mit Keimzellen. 5 Vereinzelter Fall einer vorzeitigen Proembryobildung.

Diese Kerne sind einander völlig ähnlich, und, bis es vielleicht einst gelingen wird, durch Zählung der chromatischen Fadenelemente Unterschiede zwischen ihnen aufzufinden, muß ein jeder von ihnen als gleichmäßig zur Verschmelzung mit einem generativen Kern geeignet angesehen werden."

„Die aus der Teilung eines einzigen hervorgegangenen zwei generativen Kerne des Pollenschlauches (vergl. Fig. 218) dringen, jeder von einer Plasmamasse begleitet, in den Embryosack ein (Fig. 219, 1). Ein jeder von ihnen verschmilzt mit je einem Eikern (Fig. 219, 2 bei K.K). Die entstandenen Keimkerne teilen sich entweder sogleich weiter, werden vom Endosperm eingeschlossen und vervollständigen sich zu langen, schlauchförmig auswachsenden Keimzellen, oder die primären Keimkerne

schließen sich in eine, den übrigen Endospermzellen nicht allzu unähnliche, primäre Keimzelle sogleich ein (Fig. 219, 3 bei K.Z), und es gehen erst aus den Teilungen derselben die später zu Proembryonen auswachsenden sekundären, eigentlichen Keimzellen hervor."

Auch kann es, wie zu erwarten war, vorkommen, daß die Embryoschläuche schon sichtbar sind, wenn noch kein Endosperm gebildet ist (Fig. 219, 5).

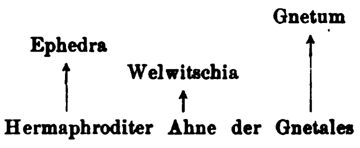
Die Embryobildung von *Gnetum*

bedarf noch sehr der näheren Untersuchung, bei einigen Arten geschieht sie in dem noch an der Pflanze befestigten Samen, bei anderen erst, nachdem der Same abgefallen ist. Bei *Gnetum Gnemon* haben BOWER und ich keine Teilung des Zygotenkernes beobachten können. COULTER gibt freie Kernteilung im Suspensor und ebenfalls in der am Ende des Suspensors abgeschnittenen Zelle an, während KARSTEN, wenigstens in gewissen Fällen, Teilung des Zygotenkernes angibt. Bis jetzt hat aber niemand eine vollständige Serie der Embryoentwickelung erhalten.

Fest steht von der Entwickelung der x-Generationen der *Gnetales* zurzeit wohl, daß *Ephedra* noch sehr *Gymnospermen*-ähnlich ist, daß von den übrigen *Gnetales Welwitschia* noch das meiste Prothallium bildet, und daß die KARSTENschen *Gnetum*-Arten die Prothalliumbildung bis nach der Befruchtung aufschieben. Dennoch steht *Welwitschia Gnetum* weit näher als *Ephedra*, indem letztere noch Archegonien bildet, bei *Welwitschia* aber wie bei *Gnetum* „Prothalliumkerne" befruchtet werden. *Welwitschia* steht etwa auf derselben Entwickelungsstufe wie *Gnetum Gnemon*, nur daß sie überdies ein Mittel hat, um die zu befruchtenden Prothalliumkerne den Pollenschläuchen entgegen zu führen; die KARSTENschen *Gnetum*-Arten sind am weitesten vorgeschritten.

Trotzdem *Ephedra* zweifellos in bezug auf ihre ♀ x-Generation die primitivste Form ist, meinen ARBER und PARKIN, daß die ♂ Blüte von *Welwitschia* dem Blütentypus des gemeinsamen Ahnen der *Gnetalen* am nächsten steht, daß also die Blüten der *Gnetales* ursprünglich hermaphrodit waren. Die unisexuellen Blüten von *Ephedra* und *Gnetum* wären dann sowie die ♀ Blüte von *Welwitschia* durch Reduktion aus einer solchen hermaphroditen Blüte entstanden, nicht aus der ♂ Blüte von *Welwitschia*, sondern mit dieser aus einem Proanthostrobilus.

Wir erhalten also folgendes Schema:



Das ist selbstverständlich ganz gut möglich, und dafür spricht in der Tat die Struktur der ♂ Blüte von *Welwitschia*; aus einer dergleichen Blüte die *Ephedra*- und *Gnetum*-Blüten durch Reduktion herzuleiten, stößt jedoch auf eine Schwierigkeit, nämlich auf die, daß es nicht ohne weiteres zulässig ist, die Mikrosporophylle der *Gnetales* miteinander zu vergleichen. Sehen wir also einmal, was ARBER und PARKER über die

Männlichen Organe der *Gnetales*

sagen. Es fragt sich dann in erster Linie, was ist bei den *Gnetales* eigentlich ein Mikrosporophyll?



Am leichtesten scheint diese Frage bei der ♂ Blüte von *Welwitschia* zu beantworten, dort sind die ♂ Organe wenigstens zweifellos laterale Bildungen. HOOKER meinte, daß hier 6 teilweise verwachsene Mikrosporophylle in einem Kreise stehen, von denen jedes eine trilokuläre Anthere besitzt. Diese Hexandrie betrachtet er als eine Abweichung von der sonstigen binären Anordnung in den Organen dieser Pflanze. Mc NAB zeigte aber, daß diese 6 ♂ Organe an zwei Primordien entstehen, daß ihre Anordnung also ursprünglich binär ist.

Wir finden also bei *Welwitschia* im ♂ Kreis zwei Einheiten, von denen jede drei gestielte Synangien trägt.

Auch bei *Ephedra* und *Gnetum* liegen nach THIBOUT, dessen Meinung von ARBER und PARKER geteilt wird, 2 Einheiten im Androeceum vor. Wir sahen schon, daß bei *Ephedra* der Gefäßbündelverlauf in der „Antherensäule" für einen Ursprung dieses Gebildes aus zwei Einheiten spricht, und auch bei gewissen *Gnetum*-Arten läßt die Entwickelungsgeschichte einen solchen Schluß zu.

Die apikale Stellung der *Ephedra*- und *Gnetum*-Antheren ist also nur scheinbar, indem sie aus der Verwachsung zweier lateraler Einheiten entstanden und also ganz gut mit denen von *Welwitschia* zu vergleichen sind.

Das ist alles wohl richtig, jedoch scheint mir eine Schwierigkeit zu bleiben, nämlich die, daß bei *Ephedra* die Synangien bilokulär, bei *Gnetum* unilokulär und bei *Welwitschia* trilokulär sind. Unüberwindlich wäre aber auch diese Schwierigkeit nicht, so daß mir im großen und ganzen die Meinung von ARBER und PARKER, daß die ♂ Blüte von *Welwitschia* dem Blütentypus des gemeinsamen Ahnen der *Gnetales* am nächsten steht, angebracht erscheint.

Auch bin ich mit ihnen, wie ich schon 1899 betonte, der Ansicht, daß die *Gnetales* den Endpunkt einer Entwickelungsreihe darstellen, so daß die *Angiospermen* nicht von ihnen hergeleitet werden dürfen.



Zwölfte Vorlesung.

So sind wir denn bei der letzten großen Gruppe des Pflanzenreichs, bei den

Angiospermen,

angelangt. Diese Gruppe unterscheidet sich von den *Gymnospermen* durch ein Merkmal, das ihr den Namen gegeben hat, nämlich dadurch, daß ihre Samen von Fruchtblättern eingeschlossen sind.

Das von einem oder mehreren Fruchtblättern gebildete samenbergende Organ heißt der Fruchtknoten. Da die Ovula ganz im Fruchtknoten eingeschlossen sind, würden sie dem Pollen nicht zugänglich sein, wenn sich die Fruchtblätter nicht in solcher Weise differenziert hätten, daß sie den Pollen auffangen und zu den Ovulis leiten könnten.

Der den Pollen auffangende Teil des Fruchtknotens heißt die Narbe; zwischen ihr und demjenigen Teil des Fruchtknotens, der die Ovula birgt, findet sich vielfach ein stielartiger Teil, der Griffel oder Stylus.

Falls sich in dem Griffel ein die Pollenschläuche leitender Kanal, der sogenannte Griffelkanal, befindet, ist der Griffel hohl, sonst massiv. Der Fruchtknoten kann aus einem einzigen Fruchtblatte oder aus mehreren miteinander mehr oder weniger verwachsenen Fruchtblättern bestehen. Enthält eine Blüte mehrere aus je einem Fruchtblatte gebildete Fruchtknoten, so ist sie apokarp, sind hingegen mehrere Fruchtblätter zu einem Fruchtknoten verwachsen, so ist sie synkarp.

Man kann im allgemeinen zwei Fälle unterscheiden in bezug auf die Weise, in welcher die Ovula im Fruchtknoten angeordnet sind.

Stehen die Samenanlagen auf den den Fruchtknoten bildenden Fruchtblättern, so stehen sie p a r i e t a l, stehen sie auf einem zentralen Gewebe, das nicht in klarer Beziehung zu den Fruchtblättern steht, so stehen sie a x i l.

Letzterer Fall nun scheint, da die Ovula die Homologa von Makrosporangien und letztere bei den *Gymnospermen, Cycadofilices* etc. blattbürtig sind, zunächst sehr sonderbar. Es läßt sich aber nachweisen, daß in Fällen, in welchen die Achsenbürtigkeit der Ovula sichergestellt schien, z. B. bei *Ailanthus* von Payer, diese in der Tat blattbürtig sind. In anderen Fällen läßt sich die Blattbürtigkeit nicht mehr nachweisen, indem eine so hochgradige Abkürzung der Entwickelung stattgefunden hat, daß das embryonale Gewebe des Blütenbodens schon Ovula bildet, bevor eine Differenzierung in Achsenteil und Blatteile eingetreten ist.

In diesem Falle aber liegt, wie v. WETTSTEIN sagt, kein Anlaß vor, die Existenz von Samenanlagen, die phylogenetisch nicht auf Fruchtblätter zurückführbar wären, anzunehmen.

Man kann also sagen, daß die Ovula der *Angiospermen* auf Makrosporophyllen stehen oder gestanden haben, und daß ihre Fruchtblätter also Makrosporophyllen homolog sind.

Angiospermen sind demnach Gewächse, bei denen die Makrosporophylle sich zu Organen, Fruchtknoten genannt, entwickelt haben, welche die Ovula einschließen.

Diese Fruchtblätter stehen nun meistens nicht nackt, sondern befinden sich innerhalb der

Blüten.

Eine *Angiospermen*-Blüte heißt, falls sie alle bei diesen Gebilden vorkommende Organe enthält, vollständig; fehlen ein oder mehrere Organe, so heißt sie unvollständig.

Eine vollständige Blüte besteht aus

1) einem Schutzorgan, dem Kelch,
2) einem Insekten lockenden Organ, der Krone,
3) den Mikrosporophyllen, dies sind die Stamina,
4) den Makrosporophyllen, dies sind die Fruchtblätter,
5) der Achse, welche diese Organe trägt.

Selbstverständlich ist mit diesen Organen ein sehr mannigfacher Blütenbau möglich. Lernen wir zunächst die Hauptformen dieser Organe kennen.

I. Die Achse.

Da haben wir zunächst die die Phyllome tragende Achse. Diese kann ziemlich lang sein, z. B. bei *Magnolia*, *Myosurus* etc., meistens aber ist sie stark verkürzt, in welchem Falle wir von einem Blütenboden reden. Dieser kann die Fruchtblätter auf seiner Oberfläche tragen, dann sprechen wir von einem oberständigen Fruchtknoten, oder er kann ausgehöhlt sein, in welchem Falle das Ovar mehr oder weniger in ihm versenkt und mit ihm verwachsen ist. Wir reden dann von einem halb unterständigen, resp. von einem unterständigen Fruchtknoten. Bisweilen aber ist die Achse nicht regelmäßig verkürzt, sondern es sind hier oder da verlängerte Achsenglieder eingeschaltet.

Befindet sich z. B. zwischen dem Sepalarkreise und der Insertionsstelle des Ovars (resp. der Ovarien) ein solches verlängertes Achsenglied, so reden wir von einem Gynophor; sind auf einem solchen verlängerten Achsenglied nicht nur die Ovarien, sondern auch die Stamina inseriert und also beide Mikrosporophyllarten über das Perianth emporgehoben, so reden wir von einem Androgynophor, während wir, wenn in männlichen Blüten zwischen Perianth und Staubblattkreis ein verlängertes Achsenglied sich befindet, von einem Androphor sprechen.

II. Die Stellung der Phyllome.

Die Phyllome der Blüte stehen auffallenderweise, auch wenn sie an den beweglichen Teilen spiralig angeordnet sind, in der Blüte zyklisch, wenigstens dem Augenscheine nach, in der Tat aber meistens doch nicht genau in gleicher Höhe, sondern sie lassen die bei den schraubig gestellten Laubblättern herrschenden Stellungsgesetze erkennen, weshalb die

Wirtel in der Regel als stark verkürzte Schraubengänge aufgefaßt werden können“ (vergl. Wettstein, S. 165).

Trotzdem nennen wir solche Blüten zyklisch, während diejenigen, bei welchen die Phyllome in deutlich spiraliger Stellung stehen, azyklische heißen. Steht ein Teil der Blattgebilde in deutlich spiraliger, ein Teil in scheinbar zyklischer Anordnung, so heißt die Blüte hemizyklisch.

III. Blütentypen.

Die Blüten können radiär symmetrisch oder bilateral symmetrisch sein oder so unsymmetrisch, daß es keine Ebene gibt, durch welche sie in spiegelbildlich gleiche Hälften zerlegt werden können; im ersteren Falle heißt die Blüte aktinomorph, im zweiten zygomorph, im dritten asymmetrisch.

Die einfachsten Blüten sind solche ohne Perianth, sie heißen nackte oder achlamydeische Blüten, die nächste Stufe enthält solche mit einem oder mehreren Wirteln gleichartiger Hüllblätter: die homoiochlamydeische, dann folgen solche mit 2 bis mehreren Wirteln, von denen die äußeren als Kelch, die inneren als Krone ausgebildet sind: die heterochlamydeischen. Sind die Blumenblätter alle gleichartig, so redet man von einem aus Tepalis bestehenden Perigon, während der Kelch oder Calyx aus Sepalen, die Krone oder Korolle aus Petalen zusammengesetzt ist.

Die meisten Blüten sind, wie wir sahen, zyklisch. Die Zahl der Quirle in den zyklischen Blüten ist sehr verschieden, häufig ist ein Kreis von Fruchtblättern, ein Staminalkreis, ein Korollarkreis, ein Sepalarkreis vorhanden, in welchem Falle die Blüte tetrazyklisch ist; sehr häufig sind aber auch 2 Staminalkreise vorhanden, die Blüte ist dann pentazyklisch. Auch können viele Staminalkreise (*Rosaceae* z. B.) und viele Sepalarkreise (z. B. 8 bei der Berberidee *Nandina*) vorhanden sein, die Blüte ist dann polyzyklisch.

Haben alle Kreise die gleiche Gliederzahl, z. B. 5 Karpelle, 5 Stamina, 5 Petala, 5 Sepala, so sind die Blüten euzyklisch, die Quirle isomer, sind die Gliederzahlen ungleich, so sind die Blüten heterozyklisch, die Quirle heteromer.

Die Glieder aufeinander folgender isomerer Quirle wechseln meistens ab, alternieren; oft aber stehen die Glieder eines Quirls gegenüber denjenigen des vorangehenden, sie sind ihnen dann superponiert, während sie mit denen des nächstfolgenden alternieren.

Mit Rücksicht auf die Zahl der Glieder und auf deren Alternanz oder Nicht-Alternanz unterscheidet man folgende Typen zyklischer Blüten:

haplostemon, wenn nur ein Staminalkreis vorhanden ist, mit ebensoviel Gliedern wie der innere Kreis der Blütenhülle;

diplostemon, wenn zwei Staminalkreise vorhanden sind, welche zusammen so viele Stamina besitzen wie die beiden Kreise der Blütenhülle, und wenn der äußere Staubblattkreis dem Kelch superponiert (episepal), der innere der Korolle superponiert ist (epipetal);

obdiplostemon sind Blüten mit 2 Staminalkreisen wie bei den diplostemonen, von ihnen jedoch dadurch unterschieden, daß der äußere Staubblattkreis epipetal steht und die folgenden Quirle sich an diesen Wirtel abwechselnd anschließen.

Betrachten wir nun noch einmal die verschiedenen Kreise der Blüten.

IV. Der Kelch.

Sind die Sepala grün, so ist der Kelch sepaloid, sind sie kronenartig gefärbt, so ist er petaloid oder korollinisch ausgebildet. Sind die Kelchblätter sehr wenig entwickelt, so heißt der Kelch obsolet, z. B. bei vielen *Umbelliferen.* Verwachsen-blätterige Kelche sind gamosepal, die freien Spitzen derselben heißen Laciniae. Ist der Kelch am Grunde sackig, so heißt er saccat, ist er gespornt, so nennt man ihn calcarat. Manchmal bilden die Kelchblätter Nebenblätter, z. B. bei der Erdbeere. Bleiben die Nebenblätter zweier benachbarter Kelchblätter vereinigt, so entsteht ein mit dem Kelch alternierendes kelchartiges Gebilde, das den Namen Nebenkelch oder Außenkelch trägt. Fällt der Kelch schon beim Aufblühen ab, so heißt er hinfällig (caducus), bleibt er länger stehen, so nennt man ihn abfallend (deciduus), und fällt er gar nicht ab, so bezeichnet man ihn als bleibend oder persistent.

Der Kelch kann bedeutend heranwachsen und zum Flugapparat werden, so z. B. bei den *Dipterocarpaceen*, oder unter Verholzung an der Fruchtbildung teilnehmen wie bei *Trapa.*

Aus dem Saume des Kelches kann sich ein Federkrönchen — Pappus — entwickeln, z. B. bei *Valerianaceen* und *Compositen.* Dieses kann sitzend, oder aber durch Verlängerung des oberen Teiles der Kelchröhre gestielt sein.

Der Kelch kann weiter Honig sezernierende Drüsen, Nektarien, tragen, in ausgiebigem Maße z. B. bei den *Malpighiaceen.*

V. Die Krone.

Die Petala sind meist zarter als die Kelchblätter, weiß oder farbig, nur selten grün. Die Farbe wird entweder durch Chromatophoren (die meisten gelben Blüten) oder durch farbigen Zellsaft (die meisten blauen und roten Blüten) oder durch eine Kombination von beiden verursacht. Die gelben Farbstoffe heißen Anthoxanthin, die blauen Anthocyan, letzteres wird bei saurer Reaktion des Zellsaftes rot.

Sind die Petalen frei, so heißt die Blüte choripetal, eleutheropetal oder polypetal, sind sie verwachsen, so nennt man sie sympetal, fehlen sie, so ist die Blüte apetal.

Das Petalum ist oft in einen unteren schmalen Teil, den Nagel (Unguis), und einen oberen breiten Teil, die Platte (Lamina), differenziert.

Am Grunde der Lamina finden sich bisweilen Auswüchse, welche man wohl als Ligulargebilde gedeutet hat, und die eine Nebenkrone oder Paracorolla bilden, z. B. bei *Lychnis Flos Jovis* als Beispiel einer choripetalen und bei *Narcissus Pseudonarcissus* als Beispiel einer sympetalen Form. Bei letzterer ist also die Trompete die Paracorolla, die außenstehenden Blumenblätter sind die eigentlichen Petala.

Oft werden Blumenblätter zu Nektarien umgebildet. Blüten, welche sich normal öffnen und also fremdbestäubt werden können, heißen chasmogam, solche, welche sich nie öffnen und also selbst befruchtet werden müssen, kleistogam.

VI. Die Stamina

zeigen außerordentliche Mannigfaltigkeit. Meistens zeigen sie eine Gliederung in den sterilen Staubfaden (Filament) und in den fertilen Staubbeutel (Anthere), dessen beide Hälften (Thecae) durch ein Verbindungsstück, das Konnektiv, zusammengehalten werden. In jeder Theca finden wir normaliter 2 Pollenfächer (Loculi), in der Anthere also 4.

Alle Versuche, Teile der Staubblätter mit Teilen der Laubblätter zu homologisieren, sind, wie Wettstein mit Recht bemerkt, völlig gegenstandslos, da sich nie ein Staubblatt entwickelungsgeschichtlich direkt auf ein Laubblatt zurückführen läßt.

Bisweilen verschmelzen die beiden Fächer einer Theca miteinander, so daß in der Anthere scheinbar nur 2 Fächer vorhanden sind, diese also bilokulär ist (z. B. bei *Orchideen*); auch kommt es vor, daß die Grenzen zwischen den beiden Theken schwindet, so daß die ganze Anthere einfächerig ist (z. B. *Arisarum*). Andererseits kann die Anthere durch partielle Sterilisierung sporogenen Gewebes vielfächerig werden (*Rhizophora*, *Aegiceras*, gewisse *Mimoseen*). Auch kann die Zahl der Pollenfächer durch Spaltung der Staubblätter (*Malvaceen*) vermindert werden, oder auch durch Verkümmerung einzelner Säcke (*Asclepiadaceae*). Modifikationen sind vielfach vorhanden. Das Filament kann stark verkürzt, die Anthere also fast sitzend werden, andererseits kann es verbreitert und petaloid werden. Auch kann es sich verzweigen (*Ricinus*). Das Konnektiv kann sich stark verlängern und dadurch die Theken trennen (*Salvia*), oder es kann durch einseitiges Wachstum bewirken, daß alle 4 Pollenfächer der Blütenachse zugewendet sind (introrse) oder nach außen stehen (extrorse Antheren).

Die meisten Antheren öffnen sich mittels einer Längsspalte, einzelne mittels Querspalten, manche durch apikale Löcher (Antherae biporosae), wieder andere durch Klappen.

Die Anthere heißt aufliegend, wenn sie scheinbar mit einer Seite dem Ende des Filamentes horizontal aufliegt, wie die Lamina eines peltaten Blattes dem Stiele; sie ist versatil beweglich, wenn sie nur mit einem Punkte ihrer Mitte der Spitze des Filamentes aufsitzt, angewachsen, wenn sie scheinbar mit einer Seite der Endfläche des Staubfadens angewachsen ist.

Staubblätter können miteinander verwachsen, solche Verwachsungsprodukte werden Adelphien genannt. Je nach der Zahl der Adelphien spricht man von polyadelphischen, diadelphischen und monadelphischen Androecien.

In Fällen, in denen die Filamente frei bleiben, die Antheren aber miteinander verwachsen, redet man von einem synantheren Androeceum (*Compositen*), vielfach auch von einem Synandrium, welcher Ausdruck aber auch wohl für die gänzliche Verwachsung aller Antheren einer Blüte, wie das z. B. bei *Cyclanthera* (*Cucurbitaceae*) und *Phyllanthus cyclanthera* der Fall ist, verwendet wird.

Oft werden gewisse Stamina steril; man nennt sie Staminodien. Miteinander verwachsene Staminodien heißen Synandrodien. Oefters findet man an der Stelle, wo sonst (bei verwandten Formen, oder auch nur rein theoretisch) ein Staubblatt steht, deren mehrere. Man nennt diesen Umstand nach Dunal in Moquin-Tandon, Essai sur le dédoublement ou multiplication des vegétaux, Paris et Montpellier 1826, dé-

doublement oder chorise. Die ursprüngliche Definition lautete: „Ainsi lorsqu'à la place d'une étamine, qui existe ordinairement dans une symmétrie organique (d. h. in einem Typus), on trouve plusieurs étamines, celles-ci sont plusieurs par dédoublement ou par multiplication". Die deutschen Autoren unterscheiden zwischen Spaltung im engeren Sinne und eigentlichem dédoublement oder Chorise, indem sie von Spaltung reden, wenn die aus einem gemeinsamen Primordium hervorgegangenen Teile als Hälften eines Ganzen erscheinen, von scheinbarem dédoublement oder scheinbarer Chorise, wenn jedes von ihnen die Beschaffenheit eines ganzen Blattorganes hat.

Mit Recht wendet sich Goebel gegen die Auffassung, als wäre der Ausdruck dédoublement eine Erklärung, sie besagt weiter nichts, als daß an einer Stelle, wo ursprünglich ein Organ stand, jetzt mehrere stehen.

Die Frage ist zunächst, ob die größere Zahl durch Spaltung einer Anlage oder durch Hinzufügen neuer Anlagen entstanden ist. Oft läßt sich nachweisen, daß in der Tat eine Spaltung aus einer Anlage stattgefunden hat, oft aber auch nicht, es sind dann vom Anfang an mehrere Anlagen vorhanden; leider reden die Anhänger der Spaltungstheorie à outrance in letzterem Falle von kongenitalem dédoublement. Wir können also sagen, daß Vermehrung von Staubbfäden bisweilen durch Spaltung bereits vorhandener, bisweilen durch Bildung neuer Anlagen stattfindet.

Sehr eigentümlich ist das gelegentliche Vorkommen hermaphroditer Sporophylle, welche Pollenfächer und Ovula bilden, wie z. B. bei *Sempervivum tectorum* (Abb. Engler, p. 147).

Bei gefüllten Blüten sind vielfach Stamina zu Petalen umgebildet, allerhand Uebergangsformen kommen dabei vor.

VII. Die Fruchtblätter.

Das Nötigste über die Fruchtblätter wurde oben schon gesagt. Nachdem wir nun in großen Zügen die Blüte der *Angiospermen* kennen gelernt haben, muß noch etwas über die Beziehungen derer Organe zueinander gesagt werden. Die ganze Blüte ist eigentlich ein Apparat, der dazu eingerichtet ist, um den Pollen auf die Narbe zu bringen, von wo aus dieser die in dem Fruchtknoten verborgenen Ovula erreicht. Diese ganze Einrichtung wurde eben durch dieses Einschließen der Ovula in den Fruchtknoten, durch dasjenige also, was die *Angiospermen* charakterisiert, notwendig, und es ist also wohl angebracht, die verschiedenen, auf diesen fundamentalen Bedarf der *Angiospermen* hinzielenden Blüteneinrichtungen etwas eingehender zu behandeln, also dasjenige zu besprechen, was man die Blütenbiologie nennt.

Dreizehnte Vorlesung.

Die Blütenbiologie.

Die hier in Betracht kommenden Blumeneinrichtungen lassen sich nach Errera in folgender Weise übersichtlich darstellen und bezeichnen:

I. Eine Blume, welche sich öffnet, ist chasmogam, eine, welche geschlossen bleibt, bis Befruchtung stattgefunden hat, ist kleistogam (z. B. ein Teil der Blumen bei verschiedenen *Viola*-Arten, alle Blumen von *Subularia aquatica*).

II. Eine Blume, welche Pistille und Stamina besitzt, ist hermaphrodit oder zweigeschlechtlich (z. B. *Ranunculus acer*), eine, welche nur eines von beiden besitzt, unisexuell oder eingeschlechtlich (z. B. *Cannabis sativa*), im letzteren Falle reden wir von weiblichen und männlichen Blüten.

III. Eine Blume, welche sich selbst bestäubt, ist autogam; hat dies Erfolg, d. h. findet dadurch Befruchtung statt, so ist sie autokarp (z. B. *Trifolium arvense*); ist sie selbst-steril, so heißt sie adynamandrisch (z. B. *Trifolium pratense*). Geschieht die Selbstbefruchtung ohne fremde Hilfe, so liegt direkte Autogamie vor, ist fremde Hilfe erforderlich, so sprechen wir von indirekter Autogamie.

IV. Eine Blume, welche von fremdem Pollen bestäubt wird, ist allogam,

α) falls dieser fremde Pollen von einer Blüte desselben Individuums herrührt, so reden wir von Geitonogamie (von γείτων, der Nachbar),

β) wenn der Pollen hingegen von einer anderen Pflanze herstammt, liegt Xenogamie vor (von ξένος, der Fremde).

V. Falls bei hermaphroditen Blumen die Autogamie dadurch verhindert wird, daß infolge der Blumenstruktur der eigene Pollen nicht auf die Narbe gelangen kann, so ist die Blüte herkogam (von ἕρκος, das Hindernis).

VI. Falls bei hermaphroditen Blumen die Autogamie dadurch verhindert wird, daß die Geschlechtsorgane nicht gleichzeitig reifen, so liegt Dichogamie vor:

α) sind dabei die Staubfäden früher reif als die Pistille, so ist die Blume proterandrisch (z. B. *Teucrium scorodonia*),

β) ist das Umgekehrte der Fall, so ist die Blume proterogynisch (z. B. *Aristolochia clematitis*).

VII. Besitzt eine Spezies nur eine Art von Blumen, so sind sowohl die Individuen wie die Blumen monomorph.

VIII. Gibt es bei einer Spezies verschiedene Arten von Blumen, z. B. ♂ und ♀, so sind die Blumen pleomorph, und zwar in vorliegendem Beispiel dimorph. Trägt nun jedes Individuum beide Arten von Blumen, wie z. B. beim Mais, so sind die Individuen monomorph, die Blumen pleomorph, haben wir aber, wie z. B. beim Hanf, männliche und weibliche Pflanzen, so sind sowohl die Blumen wie die Individuen pleomorph.

IX. Bei monomorphen Individuen mit pleomorphen Blumen kann man noch folgende Fälle unterscheiden:
- α) jedes Individuum trägt neben sterilen noch hermaphrodite chasmogame und hermaphrodite kleistogame Blumen, wie bei gewissen *Acanthaceen*. Die Individuen sind dann agamo-chasmo-kleistogam,
- β) jedes Individuum hat hermaphrodite, chasmogame und kleistogame Blumen, die Individuen sind also chasmo-kleistogam (z. B. *Oxalis acetosella*),
- γ) dasselbe Individuum trägt Blumen verschiedenen Geschlechts, ist monöcisch.

X. Bei monöcischen Pflanzen kann man unterscheiden:
- α) Pflanzen mit zwei Arten von Blumen: dimonöcische,
- β) Pflanzen mit drei Arten von Blumen: trimonöcische.

XI. Bei den dimonöcischen sind 4 Fälle bekannt:
- α) jedes Individuum trägt neben hermaphroditen auch männliche Blüten, wir haben dann Andromonöcie, z. B. bei vielen *Umbelliferen*.
- β) jedes Individuum trägt neben hermaphroditen auch weibliche Blüten, wir haben Gynomonöcie, z. B. bei *Atriplex* und vielen *Compositen*,
- γ) jedes Individuum trägt neben hermaphroditen auch sterile Blüten, es herrscht Agamomonöcie, z. B. bei *Centaurea Cyanus*,
- δ) jedes Individuum trägt weibliche und männliche Blüten, es liegt Androgynie oder kurzweg Monöcie vor, z. B. bei *Zea Mais*.

XII. Trimonöcische oder monöcisch polygame Individuen tragen neben hermaphroditen noch männliche und weibliche Blumen, z. B. *Acer campestre, Ricinus communis, Aesculus Hippocastanum* und *Poterium Sanguisorba*.

XIII. Bei Pflanzenarten mit pleomorphen Individuen unterscheiden wir:
- α) heterogame, welche in der Befruchtungsweise der Blumen verschieden sind, z. B. *Lychnis dioica flore albo (L. vespertina)*, die von Nachtschmetterlingen, und *L. dioica flore rubro (L. diurna)*, die von Tagfaltern bestäubt wird,
- β) heterostyle, bei welchen die Lage der Geschlechtsorgane unter sich bei verschiedenen Individuen verschieden ist (z. B. *Primula elatior* heterodistyl und *Lythrum Salicaria* heterotrístyl),
- γ) heterodichogame, indem bei einem Individuum die hermaphroditen Blumen im ♀ Stadium sind, wenn sie sich beim anderen im ♂ befinden (z. B. *Juglans regia* und *Veronica spicata*),

δ) polyöcische, wenn die Geschlechter der beiden Individuen verschieden sind:
   1) gibt es dabei zwei Arten von Individuen, so liegt Diöcie vor,
   2) gibt es deren drei, so liegt Triöcie vor.

XIV. Bei den diöcischen Pflanzen können wir 3 Hauptfälle unterscheiden:
   α) gewisse Individuen tragen hermaphrodite, andere männliche Blumen; es herrscht Androdiöcie, z. B. *Caltha palustris, Dryas octopetala,*
   β) gewisse Individuen tragen hermaphrodite, andere weibliche Blumen, es herrscht Gynodiöcie, z. B. *Thymus serpyllum, Satureya hortensis, Stellaria graminea,*
   γ) gewisse Individuen tragen ♂, andere ♀ Blumen: es herrscht gewöhnliche Diöcie oder unisexuelle Diöcie wie beim Hanf.

   Außer diesen drei Hauptfällen gibt es noch andere eigentümliche Fälle, nämlich:
   δ) ♂ und ♀ Blumen auf demselben Individuum (androgyn), daneben Individuen mit hermaphroditen Blumen: *Callitriche,*
   ε) ♂ und ♀ Blumen auf demselben Individuum, daneben ♂ Individuen: *Arctopus (Umbelliferen),*
   ζ) ♂ und ♀ Blumen auf demselben Individuum, daneben rein ♀ Individuen: *Morus,*
   η) hermaphrodite und ♂ Blumen auf demselben Individuum, daneben rein ♀ Individuen: *Gleditschia.*

XV. Unter den vielen denkbaren Fällen von Triöcie scheint nur einer realisiert zu sein, nämlich das Vorkommen von hermaphroditen neben männlichen und weiblichen Individuen bei einer Pflanzenart; die Pflanzen sind dann polygam-triöcisch, z. B. *Fraxinus excelsior, Silene inflata, Catasetum tridentatum, Evonymus europaeus, Asparagus officinalis.*

Diese Nomenklatur ist nicht nur praktisch, sie ist sogar, will man Verwirrung vermeiden, notwendig. Wie groß diese ist, wenn Unklarheit in dieser Hinsicht herrscht, mag an der sehr verschiedenen Weise, in der verschiedene Autoren das Wort dimorph verwendet haben, illustriert werden:

dimorph	Darwin 1862	= heterodistyl
„	H. v. Mohl 1863	= chasmo-kleistogame Individuen
„	Hildebrand 1867	= chasmo kleistogame Individuen
„	Delpino 1875	= heterodichogam
„	Meehan 1875	= andro-monöcisch
„	Benth. et Hooker in Genera Pl.	= agamo-monöcisch.

Sehen wir jetzt einmal, welche Einrichtungen die Blüte zur Sicherung der Bestäubung besitzt, wobei ich mich ganz vorwiegend an Kerner halte. Da liegt es auf der Hand, zunächst die Fälle zu behandeln, bei denen die Bestäubung überhaupt gesichert wird, d. h. also wo, auch wenn Kreuzbestäubung geboten wird, aber nicht zustande kommt, die Blüte sich mit eigenen Mitteln hilft, es handelt sich also um die Einrichtungen, welche Autogamie veranlassen.

Es lassen sich hier verschiedene Fälle unterscheiden:

I. Schon wenn sich die Blume öffnet, ist die Narbe empfängnisfähig; die Staubfäden liegen der Narbe dicht angedrückt, sind aber noch

geschlossen. Die Blume ist also proterogyn und kann allogam bestäubt werden. Nach einiger Zeit aber öffnen sich die Antheren, und die Narbe wird autogam bestäubt.

Beispiele: *Centunculus minimus, Geranium pusillum, Lithospermum arvense;* verschiedene *Liliifloren,* wie viele Arten von *Fritillaria* und *Narcissus;* alle Arten von *Trillium* und *Uvularia* und viele *Crocus*-Arten.

II. In hängenden Blumen, deren Antheren zu einem Streukegel vereint sind, kommt die Autogamie dadurch zustande, daß die mit Pollen gefüllten Säckchen der schon lange aufgesprungenen Antheren sich lockern, so daß der Pollen auf die darunter hängende Narbe fällt.

Beispiele: *Galanthus nivalis, Soldanella alpina.*

III. Bei aufrechten Blumen kann, wenn die Antheren sich nicht gerade über den Narben befinden, der Pollen diese doch erreichen, indem er an der glatten Wand der Krone heruntergleitet.

Beispiel: *Syringa.*

IV. Oefters kommt Autogamie dadurch zustande, daß die ursprünglich niedriger als die Narbe stehenden Antheren durch Verlängerung der Staubfäden hinaufgeschoben werden und, die Narbe erreichend, ihren Pollen daran abstreifen.

Beispiele: *Adoxa moschatellina, Scleranthus,* viele *Cruciferen,* z. B. *Cardamine alpina, Sisymbrium Alliaria, Thlaspi arvense,* weiter *Saxifraga androsacea, Epilobium montanum, parviflorum, Geranium columbinum, lucidum, Robertianum, Agrostemma Githago, Silene conica.*

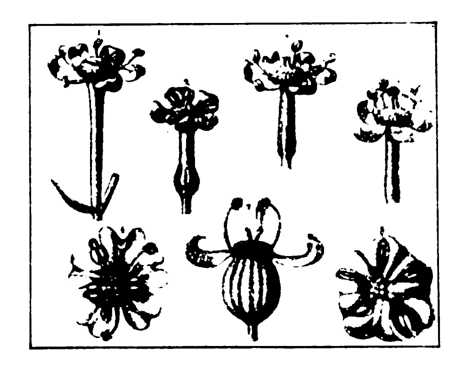


Fig. 220. Autogamie durch Neigen der gekrümmten Staubfäden, nach KERNER. 1—4 Scandix pecten veneris. 5—7 Aethusa Cynapium.

V. Eine der gewöhnlichsten Erscheinungen ist die, daß ursprünglich von der Narbe abstehende Stamina sich nach dieser hinbiegen und ihren Pollen an der Narbe abstreichen.

Beispiele: *Draba verna, Hutchinsia alpina, Lepidium draba, Oxalis stricta, Paris quadrifolia, Samolus valerandi, Lysimachia nemorum, Scandix pecten veneris* (siehe Fig. 220, 1—4), *Circaea alpina, Agrimonia.*

VI. Bei anderen biegen sich die Stamina so um, daß die Antheren oberhalb der Narben zu hängen kommen, in welcher Stellung sie ihren Pollen ausstreuen, z. B. *Aethusa* (siehe Fig. 220, 5—7).

VII. Während bei den bis jetzt besprochenen Gruppen die Antheren den Pollen auf die Narbe bringen, gibt es auch Fälle, in denen sich die Narben den Pollen holen, und zwar:

a) Durch Verkürzung des Griffels. Bei *Cereus, Echinopsis, Mamillaria* etc. ragt in der eben geöffneten Blüte die Narbe über die Staubfädenmasse, deren Antheren schon aufgesprungen sind, hervor. Nach einiger Zeit breiten sich die Narbenlappen sternförmig aus, schließlich verkürzt sich der Griffel, und die

Narbe wird zwischen die mit Pollen bedeckten Staubfäden gezogen und so bepudert.

b) Durch Verlängerung des Staubfadens oder Griffels, z. B. bei *Epimedium alpinum.* Das ist hier möglich durch die eigentümliche Weise, in der sich die Antheren öffnen. Es sind diese nämlich bilokular.

Von jedem dieser Loculi krümmt sich die Vorderwand aufwärts, und es bleibt an dieser Vorderwand der Pollen kleben. Es befinden sich nun (Fig. 221, 2) oberhalb der Narbe vier mit Pollen beladene Läppchen, gegen welche sich die sich verlängernde Narbe andrückt (Fig. 221, 3).

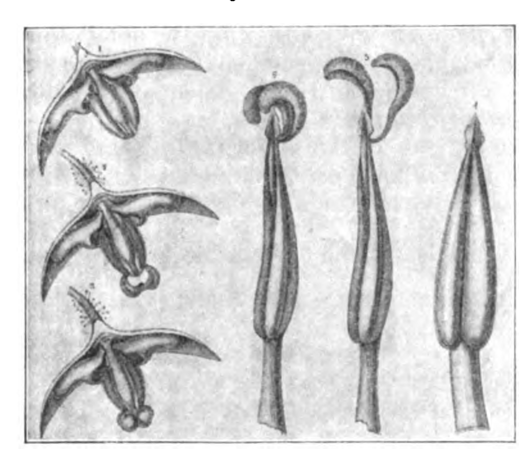


Fig. 221. Autogamie durch Verlängerung des Griffels bei Epimedium alpinum, nach Kerner. 1—3 Aufeinanderfolgende Stadien der Blüte. 4—6 Aufspringen der Antherenfächer.

c) Durch Neigung des stets gerade bleibenden Griffels, nämlich bei der *Labiate Colinsia canadensis.* Zunächst steht hier der Griffel in der Mitte zwischen den beiden fast gleichlangen Staubfäden. Später aber bewegt er sich wie ein Uhrzeiger 20—40° und trifft dann genau auf eine der Antheren.

d) Durch Krümmung des Griffels, wodurch die Narbe an eine Anthere angedrückt oder in solcher Weise unter eine derselben gebracht wird, daß der Pollen auf sie fallen muß.

Beispiele: *Euphrasia minima, Rhinanthus minor, Melampyrum pratense, Malva rotundifolia.*



Fig. 222.



Fig. 223.

Fig. 222. Autogamie durch Krümmung des Griffels bei Euphrasia minima, nach Kerner. 6 vor, 7 nach der Krümmung.

Fig. 223. Autogamie durch spiraliges Einrollen der Staubfäden und Griffel bei Commelina coelestis, nach Kerner.

e) Durch spiraliges Einrollen des Griffels und der Staubfäden, wie z. B. bei *Commelina coelestis* und *Mirabilis Jalapa.*

f) Durch Bewegung der Narben:

α) indem sich die Narben verschränken. Das kommt bei vielen *Compositen* vor, z. B. beim *Aster alpinus* (Fig. 224). Bei

den sich eben öffnenden Blumen liegen die Narben aneinandergedrückt. Sie können nur an den Rändern der Oberseite befruchtet werden, sind also in diesem Zustande nicht empfängnisfähig. An ihrer unteren, d. h. also an der jetzigen Außenseite, befinden sich aber steife Haare, welche den Pollen aus den Antheren herausbürsten. Dieser liegt also jetzt auf der Narbe, aber an einer Stelle, an welcher Befruchtung nicht stattfinden kann. Später öffnen sich die Narben und können nun von fremdem Pollen befruchtet werden; gelingt dies nicht, so verschränken sie sich (Fig. 224, 3), wodurch der Oberrand der einen Narbe mit den Bürstenhaaren der anderen in Berührung kommt und vom darunter hängenden Pollen befruchtet wird,

β) durch Zurückrollen der Narben, bis sie mit den Antheren in Berührung kommen, z. B. bei *Arnica montana*.

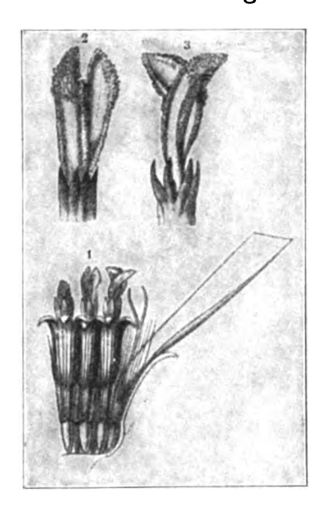


Fig. 224.

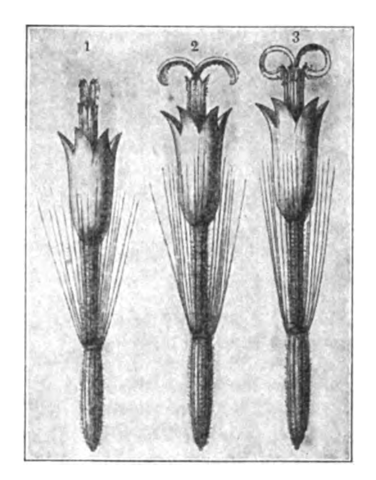


Fig. 225.

Fig. 224. Autogamie durch Verschränkung der Narben bei Aster alpinus, nach Kerner.

Fig. 225. Autogamie durch Krümmung der Narben bei Arnica montana, nach Kerner.

VIII. Während bei den bis jetzt besprochenen Pflanzen die Autogamie durch Bewegungen der Sporophylle herbeigeführt wurde, wollen wir jetzt eine Gruppe besprechen, bei welcher sie durch die Blumenblätter besorgt wird.

1) Die an der Innenseite der röhren- oder becherförmigen Krone inserierten Antheren kommen durch das Schließen der Blume mit der Narbe in Berührung.

   Beispiele: *Thymelaea Passerina*, *Claytonia perfoliata*.

2) Die zunächst unter oder bei mehr oder weniger horizontalen Blumen hinter den Narben liegenden Antheren werden durch das Wachstum der Blumenkrone an die Narben gedrückt.

   Beispiele: Viele *Solaneen*, wie *Hyoscyamus*, *Lycium*, *Nicotiana*, *Physalis* etc., viele *Gentianeen*, wie *Erythraea pulchella*, *Gentiana campestris*.

3) Bei Blumen, in denen der Griffel länger ist als die Stamina, wird die Narbe oft dadurch bestäubt, daß beim Abfallen der Krone die Narbe zwischen den Antheren hindurchgezogen wird.
Beispiele: *Digitalis*, *Verbascum*, *Anchusa*, *Anagallis* etc.

4) Durch Schließbewegungen der Blumenblätter, welche vorher von den Antheren mit Pollen bestreut waren.
Beispiel: *Argemone mexicana*.

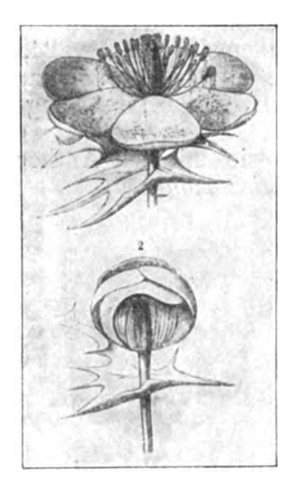


Fig. 226.

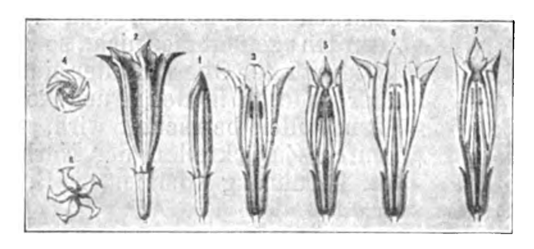


Fig. 227.



Fig. 228.

Fig. 226. Autogamie durch Vermittelung der Blumenblätter bei **Argemone mexicana**, nach Kerner. 1 Blüte im Sonnenscheine geöffnet, auf der schalenförmigen Blumenkrone liegt aus den Antheren gefallener Pollen. 2 Dieselbe Blüte geschlossen, eines der mit Pollen beklebten Blumenblätter hat sich auf die Narbe gelegt (das vordere Blumenblatt entfernt).

Fig. 227. Autogamie durch Vermittelung der Blumenkrone bei **Gentiana asclepiadea**, nach Kerner.

Fig. 228. Autogamie durch Vermittelung der Krone bei **Pedicularis incarnata**, nach Kerner. 1 Infloreszenz. 2—6 Blumen in verschiedenen Stadien von außen betrachtet. 3—7 Die entsprechenden Längsschnitte.

5) Wie 4, aber damit gepaart eine Verlängerung der Krone.
Beispiele: Die Gentianen aus der Sektion *Coelanthe*, wie *G. asclepiadea*, *G. Pneumonanthe* etc.

Wenn sich bei diesen Blumen die Antheren öffnen (Fig. 227, 3), stehen sie niedriger als die Narbe, welche dann auch noch nicht reif ist. Da die Antheren extrors aufspringen, bleibt ein Teil des sehr klebrigen Pollens beim allabendlichen Schließen der Blume an der Innenseite der Blütenröhre kleben (Fig. 227, 5), aber zu niedrig, um die Narben befruchten zu können. Am nächsten Tage verlängert sich die Blumenkrone (Fig. 227, 6), wodurch der an der Krone angeklebte Pollen auf dieselbe Höhe wie die Narbe gebracht wird, und wenn sich nun an jenem

Abend die Blume schließt, wird dieser Pollen an der Narbe abgerieben (Fig. 227, 7).

6) Durch eigentümliche Krümmung der Kronenröhre wird der Pollen, der aus der Anthere herausgefallen ist, nach der Narbe geführt.

Beispiel: *Pedicularis incarnata.*

IX. Bei dieser Gruppe verursachen Veränderungen in der Lage und Richtung der Blütenstiele die Bestäubung.

Ein schönes Beispiel liefert die nebenstehend abgebildete *Calceolaria Pavonii.* Bei dieser Art liegt die Narbe der Außenseite der großen Unterlippe angedrückt (Fig. 229, 1). An den Rand der Unterlippe wird der Pollen von den Antheren angeklebt (Fig. 229, 2), welcher jedoch in dieser Lage die Narbe nicht erreichen kann. Nun krümmt sich aber der Blütenstiel aufwärts (Fig. 229, 3), wodurch die Unterlippe herunterhängt, und der mit Pollen bedeckte Teil an der Narbe vorbeischiebt und diese so bestäubt.

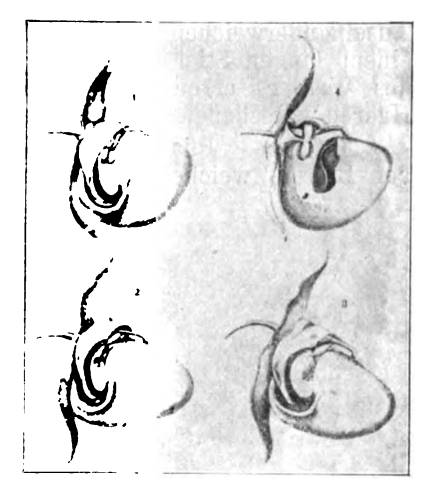


Fig. 229. Autogamie, veranlaßt durch die Krümmung des Blütenstieles bei Calceolaria Pavonii, nach Kerner.

Die allogame Befruchtung.

Die einfachste Weise der Pollenübertragung ist die durch den Wind; wie wir sahen, ist diese aber wenigstens in sehr vielen Fällen erst sekundär entstanden bei Pflanzen, welche früher insektenblütig waren. Einen Fall, wo man sehr deutlich sieht, daß die Windbeförderung abgeleitet ist, bietet *Vallisneria spiralis* dar.

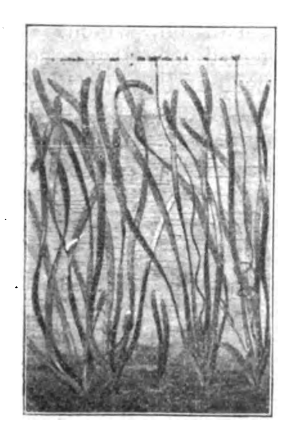


Fig. 230.

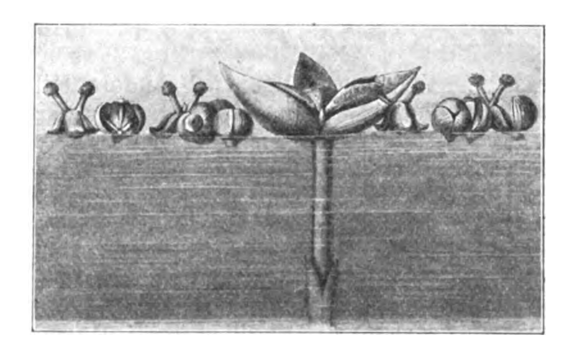


Fig. 231.

Fig. 230. Vallisneria spiralis, nach Kerner. Links ♂, rechts ♀ Pflanzen.

Fig. 231. Die ♂ Blüten von Vallisneria spiralis auf dem Wasserspiegel schwimmend, in der Mitte eine ♀ Blüte über das Wasser hervorragend, nach Kerner.

Diese *Hydrocharidee* blüht unter Wasser an eigentümlichen Seitensprossen, welche an ihrer Spitze eine Art Blase tragen.

Diese Blase wird von zwei durchsichtigen Hochblättern gebildet, deren eines mit seinem Rande das andere umgreift in solcher Weise, daß ein guter Verschluß stattfindet. In diesen Blasen entwickeln sich die Blumen. Die Art ist diöcisch. Auf der weiblichen Pflanze entwickelt sich meistens in jeder Blase nur eine Blume, welche durch das Auseinanderweichen der Hüllblätter über die Blase hervorragt und an einem langen Stiel soweit emporgehoben wird, bis sie die Oberfläche des Wassers erreicht. Hier öffnet sie sich, wonach ihre mit festen Haaren versehenen Narben aus der Blumendecke hervorragen.

Auf den ♂ Pflanzen entsteht innerhalb der Blase eine große Anzahl von Blüten, welche sich sehr bald ablösen, aufsteigen, und noch in geschlossenem Zustande an der Oberfläche des Wassers herumschwimmen. Dort öffnen sie sich. Die Blumenblätter klappen auf, und die zwei Staubfäden ragen hervor. Die Antheren springen auf, eine jede derselben enthält 36 große klebrige Pollenkörner, welche an den geöffneten Antheren kleben bleiben.

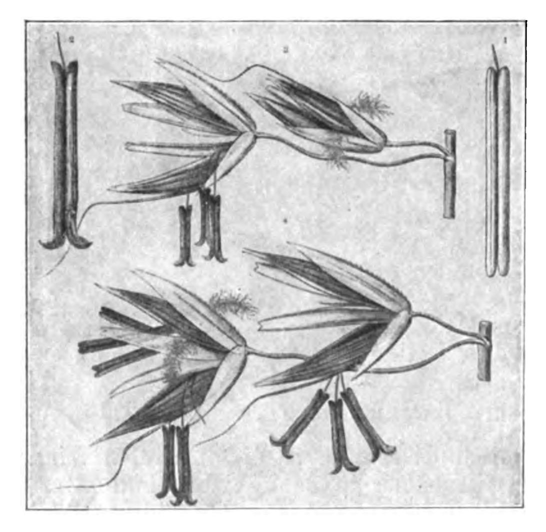


Fig. 232. **Arrhenatherum elatius**, nach KERNER. 1 Geschlossene Anthere. 2 Geöffnete Anthere. 3 Blütenährchen mit ausgespreizten und herabhängenden Antheren bei ruhiger Luft. 4 Blütenährchen bei bewegter Luft.

Diese freischwimmenden männlichen Blüten werden nun vom Winde an die weiblichen getrieben und reiben ihren Pollen an den Narbenhaaren ab.

Bei Windbestäubern findet man vielfach federförmig verzweigte Narben, welche die Oberfläche dieser Organe sehr vergrößern und so die Chance des Auffangens von Pollen erhöhen, so z. B. bei den Gräsern. Vielfach treten noch andere Hilfsmittel, wie das Zusammentreten vieler Blüten in großen Infloreszenzen hinzu. Es mag hier nur ein interessantes Hilfsmittel erwähnt werden, das ebenfalls bei vielen Gräsern, z. B. bei *Arrhenatherum elatius* vorkommt.

Nachdem hier die Spelzen geöffnet sind, werden die Antheren infolge schneller Streckung der Filamente (ungefähr 1,5 mm pro Minute) hinausgeschoben. Bald aber nimmt der Turgor in den Staubfäden ab, und die Antheren hängen an den schlaffen Fäden herunter. Nun fängt das Aufspringen der Antheren mittels eines Längsrisses an. Dieser Riß öffnet sich aber nur über einen Bruchteil seiner Länge, nämlich an der jetzigen Unterseite der Anthere, diese morphologische Spitze der Anthere krümmt sich nun aufwärts und bildet eine Art Löffelchen, in welches der Pollen hineinfällt. So entsteht eine Streuvorrichtung, welche vom leisesten Windhauch in Tätigkeit gesetzt wird.

Schreiten wir jetzt zur

Insektenbestäubung.

Aus welchem Grunde besuchen die Insekten die Blumen? Aus dreierlei Gründen:

1) um dort Eier zu legen,
2) um bei schlechtem Wetter Schutz zu suchen,
3) meistens aber um Nahrung zu finden.

Als Gegenleistung verlangt die Pflanze die Uebertragung von Pollen von der einen Blume zur andern.

Lernen wir zunächst einige Fälle der ersten Gruppe kennen.

Welchen Nutzen haben Insekten, welche die Blumen besuchen, um dort Eier zu legen?

Die gewöhnliche nickende *Silene*, *Silene nutans*, besitzt fünf gespaltene Kronenblätter, welche an der Außenseite schmutzigbraun, an der Innenseite hellweiß gefärbt sind.

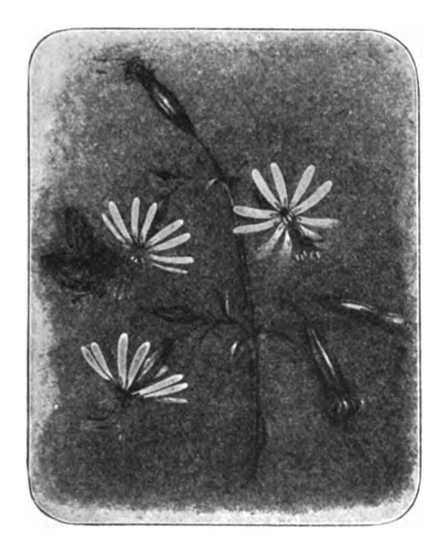


Fig. 233. **Silene nutans** in der Nacht, nach KERNER.

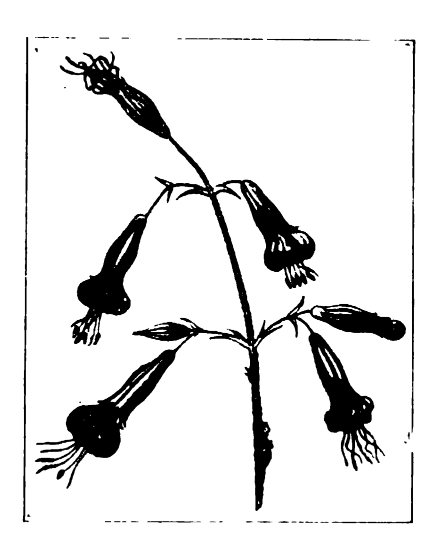


Fig. 234. **Silene nutans** am Tage, nach KERNER.

Drinnen befinden sich zwei Kreise zu je fünf Staubfäden und zwischen ihnen der Griffel. Unsere *Silene* blüht nun während der Nacht, die Blumen öffnen sich, wenn es anfängt zu dunkeln, und schließen sich bei Sonnenaufgang. Dieses Oeffnen und Schließen geschieht bei jeder Blume wenigstens dreimal. Am ersten Abend öffnet sich die Blume und schiebt den äußeren Kreis von Staubfäden hervor, diese öffnen ihre Antheren und werfen sie gegen Morgen ab. Am zweiten Abend geschieht dasselbe mit dem zweiten Staubfädenkreis. Die ersten zwei Nächte ist die Blume also, da die Narbe noch nicht reif ist, rein männlich, also stark proterandrisch. Erst am dritten Abend wird die Blume durch das Hervorstrecken des Griffels weiblich.

Am Tage ist die Blume, da die Kronenblätter an der Außenseite welk aussehen, sehr unscheinbar, in der Nacht aber sehr auffallend, um

so mehr, als sie von etwa 8 Uhr abends an bis etwa 3 Uhr morgens einen sehr angenehmen Duft verbreitet, der Insekten anlockt.

Diese können die Blume aber nur fliegend erreichen, da der Stengel mit einer klebrigen Substanz bedeckt ist, welche die Insekten verhindert, bis an die Blume hinaufzuklettern.

Unter die eifrigsten Besucher gehört ein Nachtschmetterling, *Dianthoecia*, dessen Männchen Honig suchen, dessen Weibchen aber Eier in den Fruchtknoten legen und dessen Larven die Samenanlagen zerstören. In dieser Hinsicht sind sie also für die Pflanzen bestimmt schädlich; da aber Autogamie bei dieser stark proterandrischen Art ausgeschlossen ist und nur ein Teil der Samen ein Opfer der Larven wird, übertrifft schließlich doch der Nutzen den Schaden.

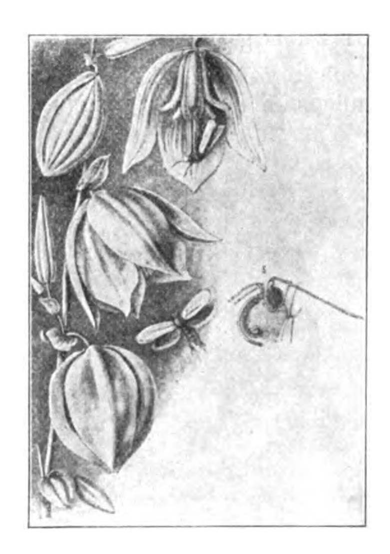


Fig. 235.



Fig. 236.

Fig. 235. Befruchtung von Yucca filamentosa, nach KERNER. Links Infloreszenz mit heranfliegender Motte. Oben die Blüte von der Motte besucht; die 3 vorderen Blumenblätter entfernt. Rechts Kopf der Pronuba, von deren rüsselförmigen Kiefertastern ein Ballen, aus dem Pollen der Yucca bestehend, festgehalten wird.

Fig. 236. Befruchtung bei Ficus, nach KERNER. Oben rechts Zweig mit Blütenstand der Ficus pumila. 7 Eine einzelne Fruchtblüte aus dem Grunde der Urne. 8, 9 Pollenblätter aus dem oberen Teile der Urne. 10 Urne von Ficus Carica, mit den von Blastophaga erzeugten Gallen erfüllt, der Länge nach durchschnitten. 11 Urne von Ficus Carica, mit Fruchtblüten erfüllt, an der Mündung Feigenwespen im Begriff hineinzukriechen. 12 Pollenblüte. 13 Langgriffelige Fruchtblüte. 14 Die aus einer kurzgriffeligen Gallenblüte hervorgegangene Galle. 15 Die Feigenwespe aus der Galle hervorkriechend. 17 Eine ausgeschlüpfte Blastophaga.

Den merkwürdigsten Fall liefern gewiß die *Yucca*-Arten. Da geschieht die Befruchtung ausschließlich durch eine Motte, die *Pronuba yuccatella*. Wird dieses Tierchen von den Blumen ferngehalten, so setzt die Pflanze keinen einzigen Samen an; aber auch hier wird die Hilfe teuer erkauft, indem ein Teil der Samen von den Raupen der *Pronuba* gefressen wird.

Die Narben dieser Blumen bilden nämlich zusammen einen kleinen Becher; der klebrige Pollen sitzt in kurzen Antheren, und die Blüte

öffnet sich während der Nacht. Die Motte fliegt nun in die geöffnete Blume hinein und sammelt mit ihren eigentümlich gebogenen Kiefertastern einen großen Pollenballen, fliegt darauf direkt nach einer anderen Blume, durchbohrt dort mit ihrer Legeröhre die Fruchtknotenwand und deponiert ihre Eier in den Samenknospen. Sobald sie dies getan, kriecht sie am Griffel herauf und drückt den Pollenballen fest in den Narbentrichter, wodurch sie die Entwickelung der Samenanlagen in der Blüte, in der sie Eier gelegt hat, besorgt.

Noch merkwürdiger ist die Befruchtung bei den Feigen. Die Infloreszenz der *Ficus*-Arten ist immer ein hohler Becher, an dessen Innenseite die Blüten stehen.

Die Urne mündet mit einer sehr engen Oeffnung nach außen, und diese ist überdies noch von kleinen schuppenförmigen Blättchen zum Teil verschlossen. Die Blumen sind unisexuell und sehr einfach gebaut. Die männlichen bestehen aus einer sehr einfachen Blumendecke, über welcher 1—2, selten 3—6 Staubfäden hervorragen. Sie sind sehr kurzgestielt. Oft haben die Antheren die Form eines Löffels mit den beiden Loculis nahe der Mitte. Die weiblichen Blüten haben ein noch reduzierteres Perigon und einen einzigen Fruchtknoten mit langem, gebogenem Griffel.

Die Verteilung dieser Blütenarten über die Infloreszenzen ist bei verschiedenen *Ficus*-Arten sehr verschieden. Der merkwürdigste Fall ist der unserer gewöhnlichen Feige: *Ficus Carica.* Diese ist in bezug auf ihre Individuen heteromorph, gewisse Individuen besitzen ausschließlich Infloreszenzen mit weiblichen Blumen, sie werden *Ficus* genannt, andere Individuen tragen Infloreszenzen, welche nahe der Mündung männliche Blüten, weiter nach innen reduzierte weibliche Blüten mit kurzen Griffeln, sogenannte Gallenblüten, tragen. Diese letzteren Individuen heißen *Caprificus.*

Die Italiener wissen nun von altersher, daß man zur Erzielung guter samenhaltiger Früchte Zweige des *Caprificus* an die weiblichen *Ficus*-Individuen anbinden muß, welche Behandlung man Kaprifikation nennt.

Dies beruht nun auf dem eigentümlichen Verhalten einer kleinen Gallenwespe, der *Blastophaga grossorum.* Die Larve dieses Insektes entwickelt sich in den kurzgriffeligen reduzierten Blumen, sie legen zwar auch ihre Eier in die langgriffeligen, guten, weiblichen Blüten, aber die Legeröhre des Insektes ist zu kurz, um in diesen langen Griffel so weit durchzudringen, daß das Ei in die Samenknospe gerät, es kann sich also nicht entwickeln und geht zugrunde. Die weiblichen, in den Urnen befruchteten Insekten kriechen nach oben, müssen an den ♂ Blüten entlang streichen, um die Urne zu verlassen, und werden dabei reichlich mit Pollen bestäubt. Sie fliegen nicht, sondern kriechen nach anderen Feigen hin. Gehört eine erreichte Feige zur Form „*Ficus*“, so werden die darin vorhandenen normalen weiblichen Blüten vom mitgebrachten Pollen befruchtet, gehört sie zu der Form *Caprificus,* so werden die Eier in die reduzierten weiblichen Blumen gelegt, welche dadurch zu Gallenblumen werden. In der Natur wachsen wahrscheinlich beide Formen nebeneinander, und die Pollenübertragung geschah also leicht; in der Kultur, wo nur wenig *Caprificus*-Formen behalten werden, weil sie keine guten Feigen liefern, muß der Mensch durch Kaprifikation nachhelfen.

Die Anlockung der pollenübertragenden Tiere durch Genußmittel.

Lockmittel sind Honig und Pollen. Ersterer fehlt öfters ganz, z. B. bei *Papaver, Hepatica, Anemone alpina, silvestris* etc., *Rosa*, vielen *Cistus-* und *Helianthemum*-Arten. Diese Blumen können wir also Pollenblumen nennen; sie stimmen alle darin überein, daß sie aufrecht stehen und eine stern- oder schalenförmige Gestalt haben, so daß der ausgestreute Pollen nicht verloren geht, sondern auf den Blumenblättern liegen bleibt. Verglichen mit den Honigblumen ist ihr Bau einfach. Gewöhnlich werden sie von kleinen Käfern und Fliegen besucht. Da bei den Pollenblumen ein großer Teil des Pollens von den Insekten weggefressen wird, sind es sehr starke Pollenproduzenten, im Gegensatz zu Honig produzierenden Blumen, welche viel weniger Pollen haben. Letztere überwiegen, wie daraus hervorgeht, daß 90 Proz. aller von Insekten oder Colibris besuchten Blumen Honig ausscheiden. Dies geschieht meistens in bestimmten gut begrenzten Organen der Blüte, in Nektarien. Dieser Honig wird abgeschieden von Geweben, welche mit Wasserspalten große Uebereinstimmung zeigen, und sie sind, nach Kerner, vermutlich daraus entstanden.

Die Quantität, welche abgeschieden wird, ist sehr verschieden; bei der tropischen *Orchidee: Corysanthus* können sich im Labellum, in welches der Honig hineintropft, bis 30 g ansammeln. In den meisten Fällen bleibt der Honig an der Stelle, wo er gebildet wurde; in einigen aber läuft er von dort nach einer Sammelstelle, wie z. B. beim obengenannten *Corysanthes* in das Labellum, bei *Linaria alpina* z. B. in den Sporn.

Man kann wohl sagen, daß jeder Teil der Blume bei irgendeiner Art zu einem honigabscheidenden Organ umgebildet ist. In vielen Blumen sind nur einzelne Teile, in anderen ganze Organkreise Nektarien geworden. Auch findet man honigabscheidende Körper, deren morphologische Natur nicht deutlich ist.

Man kann unterscheiden:

I. Honig, der von einem Diskus auf dem Fruchtknoten abgeschieden wird. Man sieht dann den Honig offen in der Mitte der Blume liegen,
Beispiele: viele *Umbelliferen, Saxifraga.*

II. Eine Honigscheibe auf dem Blütenboden,
Beispiele: *Rhus, Rhamnus, Ribes.*

III. Ein Ring an der Innenseite der glockenförmigen Blume, etwa hineinragend wie eine Mikroskopblende,
Beispiele: *Alchemilla, Scleranthus.*

IV. Halbmondförmige Diskusbildungen,
Beispiel: *Euphorbia.*

V. Die Innenseite des hohlen Blütenbodens mit einer honigsezernierenden Schicht bekleidet, welche von außen nicht sichtbar ist,
Beispiele: *Prunus spinosus, Amygdalus communis, Persica vulgaris,* Himbeere, Erdbeere, *Cactus.*

VI. Ein Ring um die Basis des Fruchtknotens herum,
Beispiele: *Daphnoideae, Gesneriaceae, Boragineae, Labiaten.*

VII. Ein Teil eines Ringes um die Basis des Fruchtknotens,
Beispiele: *Bartsia, Lathraea, Pedicularis* und andere *Rhinanthaceae.*

VIII. Ein Ring um die Basis des Fruchtknotens mit honigabscheidenden Zapfen,
Beispiel: *Papilionaceae.*

IX. Zwei honigabscheidende Zapfen, links und rechts von den beiden kurzen Staubfäden,
Beispiele: *Alyssum, Thlaspi.*

X. Dicke honigabscheidende Schuppen um die Basis des Fruchtknotens herum, welche zusammen eine Art Becher bilden,
Beispiel: *Convolvulaceae.*

XI. Die Karpelle scheiden selber Honig aus:
a) an der Spitze: *Androsace, Aretia*;
b) an der Basis: viele *Gentianen*, z. B. *G. Pneumonanthe*;
c) in lateralen Gruben: *Ornithogalum, Tofieldia.*

XII. Der Honig wird von den Staubfäden abgeschieden:
a) in einer Grube an der Außenseite der verdickten Basis des Staubfadens,
Beispiele: *Vaccinium myrtillus* und *uliginosum, Tulipa*;
b) von einem Gewebekörper an der Stelle, wo der teilweise mit der Kronenröhre verwachsene Staubfaden frei wird,
Beispiele: *Colchicum*, *Trillium*;
c) von einem Paar Zapfen an der Basis der Staubfäden,
Beispiele: *Alsine mucronata* und *verna*;
d) von einem becherförmigen Nektarium an der Basis eines jeden Staubfadens,
Beispiel: *Sagina Linnaei*;
e) die Nektarien der benachbarten Staubfäden sind zu einem Ring verwachsen,
Beispiele: *Linum*, *Gypsophila, Dianthus, Lychnis*;
f) neun unter sich verklebte Staubfäden scheiden an ihrer Basis Honig ab, der zehnte nicht,
Beispiele: viele *Papilionaceae*;
g) von einer Grube an der Innenseite der Staubfäden,
Beispiel: *Atragene alpina.*

XIII. Honigabscheidung an der Basis der Kelchblätter,
Beispiel; *Atragene alpina.*

XIV. Die Nektarien befinden sich an den Blumenblättern. Dieser Fall tritt so häufig auf, daß nur einzelne Hauptfälle erwähnt werden können:
a) der Nektar erscheint in der Form kleiner Tröpfchen auf dem großen unteren Kronenblatt,
Beispiele: *Verbascum Blattaria* und *phoeniceum.*
b) der tröpfchenweise vom Kronenblatt abgeschiedene Honig fließt zu einem großen Tropfen zusammen,
Beispiele: *Lonicera*-Arten, *Arctostaphylos, Pirola secunda.*
c) der honigabscheidende Teil ist verdickt und unten zu einer Grube vertieft,
Beispiele: *Rhododendron ferrugineum, hirsutum, Monotropa.*
d) der Honig wird in einem kurzen Sporn ausgeschieden,
Beispiel: *Valeriana officinalis.*
e) in einer bedeckten oder unbedeckten Grube an der Basis der Kronenblätter,
Beispiele: *Ranunculus*-Arten.

XV. Von sogenannten Honigblättern zwischen den Staubfäden und der Blumenkrone. Ob diese als metamorphosierte Staubfäden oder Blumenblätter zu betrachten sind, ist fraglich.

Das bekannteste Beispiel ist *Parnassia*. Weiter bei *Epimedium, Nigella, Aconitum, Isopyrum, Cimicifuga, Eranthis, Helleborus, Trollius* etc.

Vom Standpunkte der Blütenbiologie teilt man nun alle diese Blumen in zwei Gruppen ein:

a) mit offenliegendem Honig, wie z. B. bei den *Umbelliferen.*

Dieser wird geholt von Käfern, Fliegen, Mücken und kurzzüngigen Wespen;

b) mit in Gruben, Spornen etc. verborgenem Honig. Er wird von Kolibris, Schmetterlingen, Hummeln, Bienen und Schwebefliegen geholt. Bei einzelnen langgespornten Blumen ist der Honig nur für Riesenlangzungen erreichbar, wie bei *Angrecum sesquipedale* mit einem bis 30 cm langen Sporn.

Bei den Blumen mit verborgenem Honig ist der Zugang erschwert

a) durch Verengung des Mundes der Blumenkrone mittels eines Deckels oder mittels schließender Lippen.

Beispiele: *Corydalis, Fumaria, Antirrhinum, Linaria, Soldanella.*

b) durch starke Einschnürung des Mundes der Kronenröhre,

Beispiele: *Aeschinanthus,* viele *Gentianen.*

c) durch Ueberdeckung mittels der Staubfäden,

Beispiele: *Nicandra, Cyclamen, Borago, Campanula, Phyteuma, Epilobium angustifolium, Ranunculus glacialis, Atragene alpina* etc.

d) durch Ueberdeckung mittels der Karpelle,

Beispiele: *Phygelius capensis, Tricyrtes pilosa, Hypecoum procumbens.*

e) durch Ueberdeckung mittels der ausgebreiteten Narbenlappen,

Beispiel: *Gentiana bavarica.*

Die Anlockung der Tiere durch die Blütenfarbe.

Am wirksamsten sind hier selbstverständlich Kontrastfarben. Kerner fand, daß von der baltischen Flora 33 Proz. der Blüten weiß, 28 Proz. gelb, 20 Proz. rot, 9 Proz. blau, 8 Proz. violett und 2 Proz. braun gefärbt sind.

Aus der Entfernung fallen weiß, gelb und rot am besten auf, violett nur wenig und braun fast gar nicht.

Die gefärbten Organe sind:

a) Kronenblätter: so in den bei weitem meisten Fällen.

b) Kelchblätter: *Helleborus niger, Anemone nemorosa, Trollius, Eranthis, Atragene alpina, Aconitum Napellus, Pulsatilla pratensis, Comarum palustre.*

c) Staubfäden: *Actaea, Cimicifuga, Thalictrum, Mimosa, Eucalyptus.*

d) Hochblätter: *Cornus florida, Astrantia, Poincettia, Calla, Pitcairnia.*

e) die oberen Laubblätter: *Protea globosa,* wo diese blau sind, während die Infloreszenz gelb ist.

f) die Blüten und Infloreszenzstiele, z. B. blau bei *Eryngium amethystinum.*

Eine andere Eigenschaft, welche Auffälligkeit hervorbringt, ist eine außergewöhnliche Größe der Blumen. Diese ist im Pflanzenreich selten, wenn auch wahre Riesenblumen vorkommen, z. B.:

Rafflesia Schadenbergiana, Durchmesser 80 cm.
Aristolochia grandiflora, Durchmesser 33 cm.
Magnolia Campbelli, Durchmesser 26 cm.
Cereus grandiflorus, Durchmesser 20—22 cm.
Victoria regia, Durchmesser 20—22 cm.
Datura Knightii, Durchmesser 20 cm.
Paphiopedilum caudatum, eine *Orchidee* mit 70 cm langen, bandförmigen Blumenblättern.

Viel häufiger ist die Anhäufung von Blüten zu auffälligen Infloreszenzen. Wir können dabei folgende Fälle unterscheiden:

a) Der Effekt wird ausschließlich von der Häufung der Blüten verursacht, z. B. *Sambucus nigra*.
b) Bestimmte Blüten der Infloreszenz, meistens Randblüten von Schirmen oder Köpfchen, fallen besonders auf,
   1) indem ihre Kronenblätter, nachdem das Gynoeceum befruchtet oder verdorrt ist, auswachsen, z. B. *Allyssum montanum*.
   2) indem sie eine andere Form und Farbe haben als die sonstigen Blumen, jedoch so wie diese fertil sind, z. B. *Achillea*, *Arnica montana*.
   3) indem sie steril und groß sind, z. B. *Centaurea Cyanus, Viburnum Opulus, Hydrangea japonica*.
   4) durch Häufung steriler Blumen an der Spitze der Infloreszenz, z. B. *Muscari comosum*.

Kerner betont weiter den Farbenkontrast, welcher zwischen verschiedenen Pflanzenarten entsteht, die an derselben Stelle vorkommen und gleichzeitig blühen. Wenn auf einer Wiese tausende der blauen Glöckchen der *Campanula barbata* stehen, so werden die sich dazwischen befindlichen gelben Sterne der *Arnica montana* weit mehr auffallen, als wenn die Glockenblümchen fehlten. Gleiches gilt umgekehrt für die Glöckchen, deren Kontrast durch die gelbe *Arnica* verstärkt wird. Es liegt denn auch nach Kerner auf der Hand, anzunehmen, daß gerade diese Erhöhung des Kontrastes die Ursache des geselligen Vorkommens von Pflanzen mit kontrastierenden Blütenfarben ist, und man kann vielleicht noch eine andere Erscheinung, nämlich den Wechsel der Blütenfarbe einer und derselben Art in verschiedenen Gegenden durch den für die betreffenden Pflanzenarten nützlichen Farbenkontrast erklären.

Nehmen wir z. B. an, es fänden auf einer Wiese, wo im Sommer eine rote Blume, z. B. ein *Dianthus*, häufig ist, einige blaue *Campanula* ein Plätzchen. Bekanntlich tragen nun öfters einige ihrer Individuen weiße Glöckchen, und wir wollen nun annehmen, es kämen auf der *Dianthus*-Wiese blaue und weiße *Campanulae* vor. Zweifellos werden diese weißen Individuen viel stärker mit den roten Nelken kontrastieren als die blauen und werden also mehr Chancen haben, von Insekten besucht und befruchtet zu werden als die blauen. Nach und nach werden also die weißen Glöckchen die Ueberhand gewinnen, und es werden auf der *Dianthus*-Wiese weiße *Campanulae* wachsen. Wären hingegen die *Campanulae* auf eine Wiese mit gelben Blumen gelangt, so würden nicht die weißblumigen, sondern die blaublumigen am meisten kontrastiert

haben und so zur Dominanz gelangt sein. In der Umgebung des Brenners trägt *Campanula Trachelium* weiße, in den Tälern der westlichen Kalkalpen blaue Blumen. *Viola calcarata* hat auf den Hochgebirgswiesen in den westlichen Zentralalpen blaue, in den östlichen Alpen in Krain gelbe Blumen. *Astragalus vesicarius* blüht in dem tirolischen Vintschgau gelb, auf den Kalkbergen in Ungarn violett. *Mellitis melissophyllum* trifft man in Südtirol nur mit weißen, in Niederösterreich und Ungarn nur mit weißpurpurnen Blumen an. *Papaver alpinum* erscheint auf den Schutthalden der niederösterreichischen und steierischen Kalkalpen mit weißen, auf denen der südöstlichen Kalkalpen in Krain mit dunkelgelben Blumen. *Anacamptis pyramidalis* wird an der Nordseite der Alpen nur mit tief karminroten Blumen gesehen, auf den dalmatischen Inseln und in Italien zeigt sie blasse, fleischfarbene Blumen. *Anemone alpina* blüht auf den tirolischen Zentralalpen vorwiegend schwefelgelb, in den östlichen Kalkalpen hingegen nur weiß. Das in der Nähe Wiens weißgelb blühende *Phyteuma spicatum* hat in den Wäldern bei Lilienfeld im Fraisental durchwegs blaue Kronen. *Melampyrum cristatum* hat in Südtirol blaßgelbe, in Niederösterreich und Ungarn rote Infloreszenzdeckblätter, und so würde man noch eine lange Reihe von Arten nennen können, welche dergleichen Erscheinungen zeigen, bei denen nämlich in verschiedenen Gegenden, entsprechend der wechselnden Gesellschaft und dem wechselnden Zusammenvorkommen mit anderen Pflanzen bald diese, bald jene Blütenfarbe, weil vorteilhafter, vorherrschend geworden ist.

Bei unseren bisherigen Besprechungen wurde stillschweigend angenommen, daß der Hintergrund, mit dem die Blumenfarben kontrastieren müßten, grün wäre, und das ist denn auch in der Tat meistens der Fall. In Gegenden aber, wo im Herbst die Bäume und Sträucher das Laub abwerfen, und wo im Winter und Frühjahr also im Walde und an dessen Rande eine braune Laubschicht sich anhäuft, wo überdies auch die Gräser und Kräuter der Wiesen welken und verblassen, ist im Lenz der Hintergrund des mit Pflanzen bekleideten Bodens nicht grün, sondern fahlgelb oder braun, und auf diesem Boden sind denn auch andere Blumenfarben auffallend als die auf grünem Hintergrunde. Mit einem braungelben Boden kontrastieren die blauen Farben viel besser als mit einem grünen, und so finden wir denn auch vielleicht in Verbindung damit so viele Arten, welche im Frühling über das dürre Laub hervorragen, blau. Die Blumen der *Hepatica triloba* z. B. kontrastieren sehr mit dem dürren Buchenlaube, würden hingegen auf einer Wiese kaum auffallen.

Im Karst sieht man die blauen Blumen der *Omphalodes verna* schon auf hundert Schritt gegen das fahlgelbe Gras sich abheben, während sie auf grünem Hintergrunde in jener Entfernung kaum sichtbar sein würden. Gleiches gilt von den an ähnlichen Stellen wachsenden *Pulmonaria angustifolia, Lithospermum purpureo-coeruleum, Vinca minor, Scilla bifolia* und vielen anderen. Auch an schattenreichen Stellen des Waldes, wo sich schwarzbrauner Humus angesammelt hat, sind wieder andere Farbenkontraste wirksamer als auf grünem Hintergrunde. Da heben sich die blassen Farben der *Neottia, Monotropa* und *Lathraea* recht schön ab.

Man sieht also, daß überall in der Natur die Blumen einen Kontrast mit der Umgebung bilden, der den Insekten sozusagen anzeigt, daß dort Pollen oder Honig zu finden ist.

Zwar hat PLATEAU behauptet, daß die Insekten nicht von der Farbe, sondern nur vom Duft der Blumen angezogen würden, aber spätere

sorgfältigere Untersuchungen von GILTAY und Mlle WÉRY zeigen das Gegenteil. Frl. WÉRY schließt (Rec. de l'Inst. bot. LÉO ERRERA, T. VI, 1904) nach sehr sorgfältiger Tabulation:

„Pour l'abeille l'attraction exercée par la forme et le coloris des fleurs est — très approximativement — quatre fois plus forte que celle qu'excercent leur pollen, leur parfum et leur nectar réunis, de telle sorte que si on figure par 100, l'attraction totale exercée sur elle par les fleurs les plus attractives, l'action de la forme et du coloris sera représentée par 80 environ, et celle des autres facteurs (présenté de pollen, de nectar et de parfum) par 20 environ."

Die Farbe der Blumen übt auf verschiedene Insekten eine verschiedene Anziehungskraft aus, und Bienen beachten rote Blumen, falls anders gefärbte vorhanden sind, so wenig, daß KERNER sich fragt, ob sie vielleicht in bezug auf rot farbenblind sind. Hingegen zeigen Kolibris nach KERNERS Mitteilung große Vorliebe für rot, und auch ich sah in Virginien die Kolibris in einem Garten eifrig von roter *Salvia* zu roter *Salvia* fliegen; ich hielt sie zunächst für *Sphinx*-Arten und war nicht wenig erstaunt, als es sich herausstellte, daß ein mittels eines Schmetterlingsnetzes gefangenes Exemplar ein Kolibri war.

Wenn also Form und Farbe der Blumen, in einem Worte, Konstrast mit der Umgebung, die Hauptanziehungskraft der Blumen bilden, so spielt doch auch der Duft eine nicht unwichtige, für viele Insekten sogar überwiegende Rolle.

Betrachten wir also den

Duft der Blumen als Lockmittel.

Im allgemeinen ist der Duft der Blumen von dem der übrigen Teile der Pflanze verschieden; Ausnahmen von dieser Regel sind verhältnismäßig selten wie: *Primula auricula*, *Asperula odorata*, *Ruta graveolens*, *Lavendula vera*. Im allgemeinen kann man sagen, daß, wenn auch die übrigen Teile der Pflanze riechen, diese einen unangenehmen Duft haben, der weidende Tiere abhält. Bei den obengenannten Pflanzen schreckt derselbe Duft weidende Tiere ab und zieht Insekten an.

Hingegen haben die Arten von *Allium* in den vegetativen Teilen einen unangenehmen Geruch, in den Blumen einen angenehmen Honigduft; auch haben viele *Umbelliferen* einen unangenehmen Wurzel-(*Coriandrum sativum*) oder Stengelgeruch (*Conium maculatum*), während die Blumen angenehm nach Honig riechen. Im großen und ganzen lassen sich die verschiedenen pflanzlichen Geruchstoffe nach ihrer chemischen Zusammensetzung in 5 Gruppen anordnen.

I. Indoloide:

Stoffe, welche bei der Zersetzung von Eiweißverbindungen entstehen und flüchtig sind. Sie enthalten ein oder mehrere Benzolkerne und N.

Der Geruch ist aasartig. Beispiele: *Aroideae*, *Stapelien*, *Aristolochiae*.

II. Aminoide:

Die Basis derselben wird von primären, sekundären oder tertiären Aminen gebildet, bei welchen also 1, 2 oder sämtliche 3 H-Atome des Ammoniaks durch ein Alkoholradikal ersetzt sind. Bei *Crataegus* ist z. B. der Geruch der des Trimethylamins, ebenso bei *Pirus*,

Mespilus, Sorbus, Spiraea ulmifolia etc. Zur gleichen Gruppe gehörig, aber anders riechend: *Cornus sanguinea, Viburnum Lantana* und *Opulus, Castanea, Sambucus racemosa, Clematis vitalba, Berberis, Ailanthus, Aesculus, Fraxinus ornus, Oenothera, Hedera, Papaver alpinum, Sanguinaria, Melianthus.*

III. Benzoloide:

Der Geruch rührt von sogenannten aromatischen Körpern her, d. h. von Verbindungen mit einem Benzolkern, in welchen die verschiedenen H-Atome des Benzols durch Alkoholradikale und Säureradikale ersetzt werden.

Beispiele: Eugenol in vielen *Dianthus*-Arten,
Cinnamylalkohol in vielen *Hyacinthus,*
Salicylaldehyd in vielen *Spiraea ulmaria,*
Cumarin in vielen *Asperula odorata.*

Weiter: *Heliotropium*, *Sambucus nigra*, *Convallaria majalis,* Veilchen, *Reseda*, *Philadelphus coronarius*, *Robinia* etc., in einem Worte die uns angenehmsten Düfte.

Es wiederholen sich diese Düfte bei Pflanzen der verschiedensten Familien, sie sind aber eben deswegen öfters als Artmerkmal brauchbar.

So finden wir z. B.:

Dianthus-Geruch bei *Platanthera bifolia, Gymnadenia canopsea, Ribes aureum, Narcissus poeticus,*
Hyazinthengeruch bei *Silene natans, longiflora* u. a., *Hesperis tristis,* verschiedenen *Pelargonium*-Arten,
Waldmeistergeruch bei *Anthoxanthum, Hierochloa,*
Vanillegeruch bei *Gymnadenia odoratissima,* welche dadurch von obengenannter *G. canopsea* unterschieden werden kann.

IV. Paraffinoide:

Umfassen die Säuren und Alkohole jener Kohlenwasserstoffe, welche man Paraffine nennt, z. B.:

Baldriansäure bei *Valeriana*-Arten,
Rautenöl bei *Ruta graveolens,*
Oenanthäther bei *Vitis vinifera, Gleditschia,*
Lindengeruch bei vielen *Tilia*-Arten, aber recht verschieden bei den einzelnen Arten.

V. Terpenoide:

Umfassen jene sauerstofffreien ätherischen Oele, welche man Terpene nennt, z. B.:

Neroli-Oel bei Orangeblüten, *Gardenia, Vanda suavis, Dianthus monspessulanus* etc.; bei *Thymus citriodorus* und *montanus, Dictamnus fraxinella,*
Zitronenöl bei *Thymus citrodorus* und *montanus*, *Dictamnus fraxinella,*
Lavendelöl bei *Lavendula.*

Oefters kommen verschiedene Riechstoffe in einer Blüte kombiniert vor, z. B. oft Honiggeruch mit anderen Düften.

Wichtig für uns ist der Umstand, daß der Duft einer Blüte in vielen Fällen als Artmerkmal benutzt werden könnte, z. B. *Gymnadenia canopsea* (Nelkengeruch), *G. odorotissima* (Vanillegeruch), *Daphne alpina* (Vanillegeruch), *D. striata* (Holundergeruch), *D. Philippi* (Veilchengeruch) und *D. Blagayana* (Nelkengeruch). Auch unterscheidet man nach

dem Geruch leicht verschiedene *Syringa-*, *Tilia-* und *Sambucus*-Arten und wer darin einigermaßen geübt ist, kann nach KERNER mit geschlossenen Augen am Geruch *Rosa alpina*, *pimpinellifolia*, *arvensis*, *indica*, *moschata*, *canina*, *gallica*, *cinnamomea*, *centifolia* und *thea* erkennen. Auch kann von nahe verwandten Arten die eine duften, die andere geruchlos sein, z. B. *Platanthera bifolia* (Nelkengeruch); *P. montana* (geruchlos); *Viola tricolor* (geruchlos); *V. polychroma* (Veilchengeruch); *Primula Lehmannii* ist geruchlos, die davon kaum unterscheidbare *P. auricula* verbreitet einen starken Duft.

Offenbar wirken die verschiedenen Düfte anziehend auf verschiedene Insektengruppen, z. B.

die indoloiden auf Aasfliegen und Aaskäfer; sie werden aber von Schmetterlingen, Bienen und Hummeln nicht beachtet;

die aminoiden auf verschiedene große und kleine Käfer, speziell auf *Cetonien*, auch auf *Hymenopteren*, aber kaum je auf Schmetterlinge.

Einen hübschen Versuch über die Entfernung, in welcher Insekten Blütenduft wahrnehmen können, berichtet KERNER. Im botanischen Garten zu Wien stand eine einzige Pflanze von *Lonicera caprifolium*, welche allabendlich von *Sphingiden* besucht wurde. Einige von ihnen setzten sich gegen Morgen auf Stücken Holz in der Nähe und blieben darauf wie erstarrt bis zum nächsten Abend. Ein solches Exemplar mitsamt dem Holze auf dem es saß, trug KERNER bis auf eine Entfernung von 300 m von dem betreffenden Geißblatte, betupfte seine Flügel mit Zinnober und sah es gegen Abend schnurgerade auf die *Lonicera* zufliegen, an der es alsbald honigsaugend angetroffen wurde.

Viele Blumen riechen bloß während der Nacht oder dann wenigstens stärker als am Tage, z. B. *Lonicera*, *Petunia*, *Platanthera bifolia*, *Hesperis tristis*, *Pelargonium triste*, *atrum* etc., *Silene longiflora*, *nutans*, *viridiflora*, *Hesperis matronalis*, *Asperula capitata*, welche alle von Nachtschmetterlingen besucht werden.

Auf der anderen Seite riechen viele während des Tages duftende Blumen während der Nacht nicht, z. B. *Spartium junceum*, *Trifolium resupinatum*, *Prunus*-Arten, *Parnassia palustris*, *Daphne Philippi*.

Sehen wir jetzt einmal, wie das herbeigelockte Insekt die Bestäubung ausführt.

Wie die Insekten an dem Eingang der Blume empfangen werden.

In bezug auf die Kreuzbestäubung kann man die Tiere, welche die Blumen besuchen, einteilen in berufene und unberufene. Es ist nun unleugbar, daß die Blumen eine Anzahl von Einrichtungen besitzen, welche ersteren den Zugang erleichtern, letzteren erschweren.

In erster Linie ist öfters angedeutet, ob der Tisch noch gedeckt oder bereits abgeräumt ist:

I. Nach der Bestäubung fallen die Blumenblätter ab, eine sehr allgemeine Erscheinung, sozusagen ein Reagens auf stattgefundene Befruchtung.
II. Die befruchtete Blume schließt sich wieder, als ob sie in der Knospenlage wäre, z. B. *Yucca*.
III. Es biegen sich die Blumen und haben ein verwelktes Aussehen.
IV. Die Farbe der befruchteten Blume ist eine andere als die der unbefruchteten.

Hingegen bringen verschiedene Bewegungen der Blumen zur Zeit, wo sie bestäubt werden müssen, dieselben öfters in die günstigste Lage für den Besuch der Insekten.

So z. B. *Cytisus Laburnum*; so lange, wie die Blumen noch alle geschlossen sind, steht hier die Infloreszenz aufrecht, und die Fahne steht nach oben, das Schiffchen nach unten. Später aber hängt die Infloreszenz nach unten, wodurch die Fahne nach unten und das Schiffchen nach oben kommt. Kurz vor der Oeffnung aber drehen sich die Blütenstiele um 120°, wodurch die Fahne wieder nach oben und das Schiffchen nach unten kommt in solche Lage, daß es anfliegenden Insekten am bequemsten ist.

Zumal die *Orchideen* zeigen zahllose solche Drehungen, bei diesen ist es aber nicht der Blütenstiel, sondern der Fruchtknoten, der die Drehung ausführt.



Fig. 237. Fig. 238.

Fig. 237. Cytisus Laburnum, nach KERNER. Einstellung der Blumen für den Besuch der Insekten. 1 Aufrechte Traube, sämtliche Blüten noch geschlossen. 2 Hängende Traube, ein Teil der Blüten geöffnet.

Fig. 238. Epipogon, nach KERNER. 10 Blüte. 11 Pollinien. 12 Befruchtungssäule mit dem herzförmigen Schilde. 13 Infolge des Anstreifens mit der Spitze eines Bleistiftes klebt das Schildchen an, und es werden die beiden Pollinien aus ihrem Verstecke herausgezogen.

Blumen, welche von Schwebefliegen und dergleichen im Fluge Honig saugenden Tieren bestäubt werden, haben kein vorgestrecktes Kronen- oder Kelchblatt, auf dem sich ein Insekt niederlassen kann, während bei Blumen, welche von Insekten, die sich niederlassen, bevor sie Honig saugen, wie Bienen und Hummeln, öfters spezielle Vorrichtungen vorhanden sind, auf denen sich diese niederlassen können.

So z. B.:

I. Das Rostellum bei *Epipogon aphyllum*.
II. Die aus der Blume hervorragenden Narben und Stamina (*Aesculus, Funkia, Echium, Dictamnus*).
III. Ein bestimmter Teil der Krone, z. B. das Labellum der *Orchideen*, die Unterlippe der *Labiaten* usw.
IV. Hochblätter, z. B. *Cornus florida*.

Hingegen besitzen manche Blumen Hindernisse gegen unberufene Gäste.

A. Gegen heraufkletternde Insekten.

I. Isolierung mittels Wasser (*Butomus*, *Sagittaria*, *Hottonia*, *Hydrocharis*, *Nymphaea*, *Utricularia* etc.).

II. Mittels Klebemitteln:

a) direkt auf der Epidermis: Leimring bei *Lychnis Viscaria*, *Silene muscipula*, *Dianthus viscidus*. Bei allen diesen Pflanzen findet sich ein Leimring auf den Blütenstielen und Infloreszenzachsen, und an keiner anderen Stelle;

b) von Drüsen ausgeschieden an Kelch und Blütenstielen, z. B. *Linnaea borealis*, *Plumbago*, *Epimedium*, *Saxifraga*, *Ribes*, *Circaea* etc.;

c) von Drüsen am Eingang der Blume ausgeschieden, z. B. *Cuphea micropetala*.

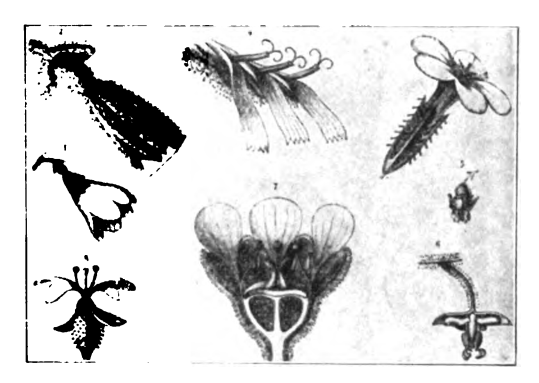


Fig. 239.

Fig. 239. **Linnaea borealis** sowie andere Pflanzen mit Drüsenhaaren, nach Kerner. 1 Blüte. 2 Kelch unterständiger Fruchtknoten und Deckblätter. 3 **Crepis paludosa**, drei Zungenblüten aus dem Köpfchen mit den darunter stehenden drüsigen Schuppen der Hülle. 4 **Plumbago europaea**. 5 **Ribes grossularia**. 6 **Epimedium alpinum**. 7 **Saxifraga controversa**. 8 **Circaea alpina**.



Fig. 240.

Fig. 240. **Cuphea micropetala**, nach Kerner. 1 Blüte. 2 Längsschnitt durch dieselbe. 3 Querschnitt in der Höhe der Basis des Griffels. 4 Ein Stück des Blumensaumes mit den klebrigen Borsten.

B. Gegen anfliegende unberufene Gäste.

I. Mittels Haare,

a) welche den ganzen Innenraum der Krone ausfüllen, z. B. *Arctostaphylos*,

b) die Blumenkrone ist mittels einer Scheidewand in 2 Hälften geteilt, deren eine Honig enthält und stark behaart ist, z. B. *Centranthus ruber*.

II. Mittels Krümmungen oder Einrollen verschiedener Blumenteile, wodurch der Honig nur durch enge Kanäle erreichbar ist, z. B. *Gentiana pneumonanthe*.

Sehen wir jetzt einmal, wie Insekten sich den Pollen holen.

Das Aufladen des Pollens.

Wir können hier von den allereinfachsten bis zu den kompliziertesten Vorrichtungen aufsteigen.

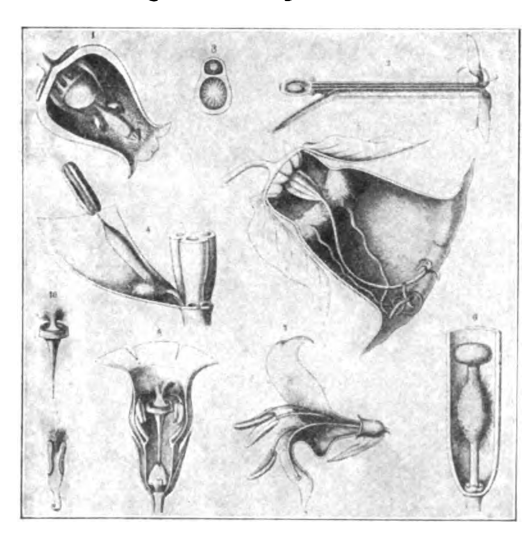


Fig. 241. Arctostaphylos Uva ursi, Centranthus ruber und andere Blumen, nach KERNER, sämtlich mit Haardickichten als Schutzmittel gegen unberufene Gäste. 1 Längsschnitt durch die Blüte von Arctostaphylos. 2 Idem durch die Centranthus-Blüte. 3 Querschnitt durch dieselbe. 4 Ausschnitt aus der Blüte von Tulipa silvestris. 5 Längsschnitt durch die Blüte von Cobaea scandens. 6 Idem von Daphne Blagayana. 7 Idem von Lonicera alpigena. 8 Idem von Vinca herbacea. 9 Ein einzelnes Stamen derselben. 10 Griffel und Narbe derselben.

I. Das Insekt kriecht in der Blüte herum und wird allseitig bepudert, z. B. *Rosa*, *Papaver*, *Arum* etc.

II. Das Insekt wird bloß an der Unterseite bepudert, z. B. beim Herumkriechen auf *Compositen*-Köpfchen, und von den aufwärts gebogenen Antheren der *Papilionaceen*.

III. Das Insekt wird bloß auf einer der beiden Seiten des Thorax bepudert, z. B. *Cypripedium calceolus*.

Das schuhförmige Labellum trägt an der Innenseite eine Anzahl saftreicher Haare, an welchen bisweilen Honig klebt und an welchem kleine Bienen des Genus *Andrena* sich laben wollen. In das Labellum können sie nur hineinkriechen entweder durch die große Oeffnung in der Mediane oder aber durch kleine Oeffnungen seitlich vom Rostellum. Sie wählen die letzteren und kriechen so an den rauhen Narben entlang. Nachdem sie einige Zeit von den saftreichen Haaren gegessen haben, wollen sie wieder heraus; die große mediane Oeffnung können sie nicht passieren, weil die Labellumwand sehr glatt und nach

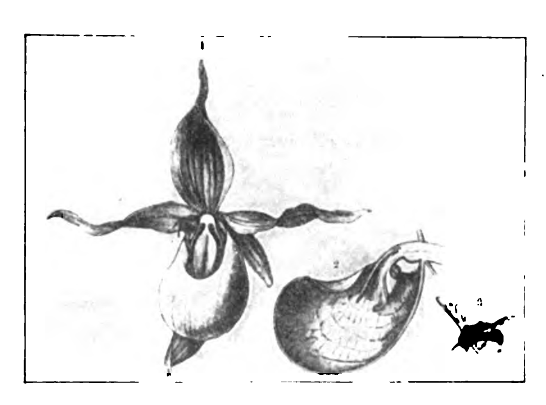


Fig. 242. Cypripedium calceolus, nach KERNER. 1 Blüte, aus einer der Lücken an der Seite des Rostellums drängt sich eine Andrena hervor, welche sich an der Schulter mit Pollen bedeckt. 2 Längsschnitt durch das Labellum und die Säule. 3 Eine anfliegende Andrena.

innen zu umgeschlagen ist, sie müssen sich also durch die engen Oeffnungen hindurchzwängen und streichen dabei an der dort vorhandenen Anthere vorbei, deren klebriger Pollen sich an ihrem Kopfbruststück festsetzt, und da sie seitlich an der Anthere entlang kriechen, werden sie nur an einer Seite bepudert.

IV. Der Rücken wird mit Pollen bedeckt. Dies ist ein sehr häufiger Fall, z. B. bei *Lamium, Digitalis, Antirrhinum, Linaria.*

V. Der Kopf wird mit Pollen bedeckt, z. B. bei den Nachtschmetterlingen, welche in einer *Oenothera*-Blume Honig saugen.

VI. Die Rollzunge wird mit Pollen bedeckt. Dies ist der Fall bei vielen Blumen, bei denen der Honig sehr tief liegt, wie bei *Phlox, Convolvulus, Gentiana* etc.

In bezug auf die Art und Weise, in welcher der Pollen aufgeladen wird, lassen sich wieder mehrere Fälle unterscheiden:

I. Durch Bewegungen der Antherenträger, wodurch die Antheren vor den Eingang der Blume gebracht werden, z. B. *Antirrhinum, Gladiolus.*

II. Bei *Mimulus* sind die Antheren reizbar, sie platzen bei jeder Berührung und streuen ihren Pollen aus; bei *Berberis* kippen die Stamina infolge der Reizbarkeit des Antherenträgers um und bepudern so das Insekt.

III. Der Pollen muß erst vom Insekt bloßgelegt werden, bevor er aufgeladen werden kann.

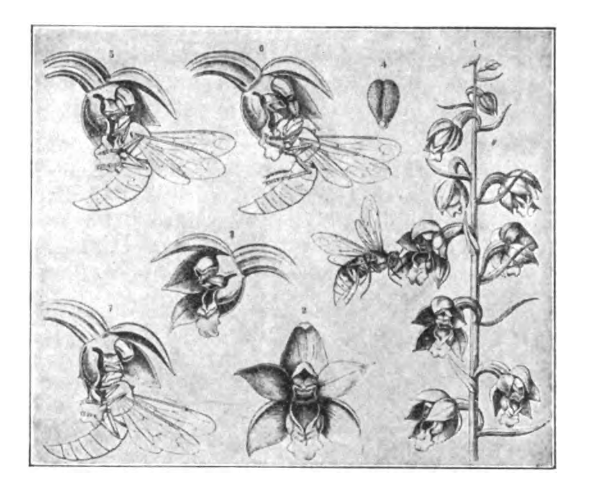


Fig. 243. Bestäubung von Epipactis, nach Kerner. 1 Infloreszenz, auf welche eine Wespe zufliegt. 2 Blüte von vorn gesehen. 3 Dieselbe Blüte von der Seite. 4 Die beiden Pollenkölbchen durch das Rostellum gebunden. 5 Dieselbe Blüte von einer Wespe besucht, welche sich beim Lecken des Honigs das Rostellum mit den beiden Pollenkölbchen an die Stirn klebt. 6 Die Wespe verläßt mit den angeklebten Pollinien die Blüte. 7 Die Wespe besucht eine andere Blüte und drückt die inzwischen herabgeschlagenen Pollinien an die Narbe an.

Das ist der Fall bei vielen *Orchideen.* Der Fruchtknoten ist bei diesen unterständig, und die Blütenachse ragt als Säule über diesen Fruchtknoten hervor. Die oberständigen Blumenteile bestehen aus 3 Sepalis und 3 Petalis.

Von diesen letzteren ist das hintere mediane besonders ausgebildet und trägt den Namen Labellum.

Bei den meisten *Orchideen*, z. B. bei *Epipactis latifolia*, ist nur ein Staubblatt vorhanden; das einzige europäische *Orchideen*-Genus mit zwei Staubblättern ist *Cypripedium.* Dieses eine Staubblatt der meisten *Orchideen* ist bis auf die Anthere reduziert und auf der Spitze der Säule inseriert. Von den 3 Narben sind zwei zu einem Scheibchen verschmolzen, welches unten an der Säule be-

befestigt ist, und die dritte ist zu einem Käppchen umgebildet, welches über der Anthere liegt, dem sogenannten Rostellum. Die Anthere ist zweifächerig; in jedem Fache ist der Pollen zu einer Masse verklebt, dem sogenannten Pollinium, die Spitzen der Pollenmassen sind zu sogenannten Caudiculis verlängert und tragen an ihren Enden je ein klebriges Scheibchen. Das heranfliegende Insekt öffnet das Rostellum, die Pollinien kleben auf dem Kopf fest, die Caudiculae biegen sich, und infolgedessen neigen die Pollinien sich nach vorn über, wodurch sie, wenn das Insekt die nächste Blume besucht, unvermeidlich unter die Säule geschoben werden und also die Narben berühren.

IV. Der Pollen wird vom Insekt heraufgepumpt. Ein Beispiel liefern *Lotus corniculatus* und viele andere, wenn auch bei weitem nicht alle *Papilionaceae*. Bei ihrer Blüte liegen die Flügel auf dem Schiffchen. An ihrer Insertionsstelle besitzen diese Flügel eine Aussackung, welche in eine korrespondierende Grube des Schiffchens paßt, wodurch ein Insekt, welches sich auf die Flügel der Blume niederläßt, das Schiffchen hinunterdrückt. Dadurch werden die Staubfäden, welche wie der Sauger einer Pumpe in das Schiffchen passen, heraufgedrückt, und der schon von ihnen entlassene Pollen aus der Spitze des Schiffchens in der Form eines Würstchens herausgedrückt und an den Hinterleib des Insekts angeklebt.

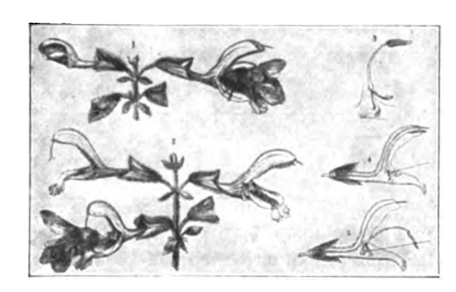


Fig. 244. Salvia-Bestäubung, nach KERNER. 1 Teil einer Infloreszenz von Salvia glutinosa, die Blüte rechts von einer Hummel besucht, auf deren Rücken die pollenbedeckte Anthere herabschlägt. 2 Ein Teil der Infloreszenz mit drei offenen Blüten auf verschiedenen Entwickelungsstadien, die Blüte links unten von einer Hummel besucht, welche den auf ihrem Rücken befindlichen Pollen an die herabgebogene Narbe abstreift. 3 Stamen mit schaukelndem Konnektiv. 4 und 5 Wirkungsstellen des Hebelarmes.

V. Der Pollen wird mittels eines Schlagapparates auf das Insekt gebracht.

Das interessanteste Beispiel liefert *Salvia.* Links und rechts vom Eingang zu der Blütenhöhle steht ein Staubblatt, das aus einem aufrechten kurzen, festen Antherenträger und einer, von einem halbbogenförmig gekrümmten Konnektiv getragener, schaukelnden Anthere besteht. Die Unterseite dieses bogenförmigen Konnektives muß vom Insekt angestoßen werden; dadurch schlägt es sich mit Gewalt die Anthere auf den Kopf und reibt den so erhaltenen Pollen bei einer folgenden Blume an die Narbe, welche sich inzwischen vorbewegt hat, ab.

VI. Der Pollen wird auf das Insekt geschossen. Ein interessantes Beispiel dafür liefert die persische *Crucianella stylosa.* Bei dieser Blume ist der Narbenträger geschlängelt, und die Narbe liegt zwischen den auf der Krone eingepflanzten Staubblättern. Alsbald öffnen sich die Antheren und deponieren ihren Pollen auf der warzigen Außenseite der Narbe. Nun streckt sich der Narbenträger, und die mit dem Pollen beladene Narbe drückt sich fest an die noch geschlossene Blumenkrone an. Setzt sich nun ein

Insekt auf die reife Blume, so öffnet sich diese letztere, der noch immer geschlängelte Narbenträger streckt sich plötzlich und schießt den Pollen nach dem Insekt.

Bei vielen *Papilionaceen*, z. B. bei *Spartium junceum*, sind Flügel und Schiffchen ungefähr in gleicher Weise gebaut wie bei *Lotus*, so daß ein Insekt, welches sich auf die Flügel setzt, auch hier das Schiffchen herunterdrückt. Dadurch werden aber hier die wie Uhrfedern gespannten Staubfäden losgelassen und schießen ihren Pollen an die Unterseite des Insektes.

VII. Es werden von der Blume ganze Pollinien hervorgeschleudert.

Das machen z. B. die tropische *Orchideen: Catasetum tridentatum*, manche *Dendrobium*-Arten etc.

VIII. Der Pollen wird auf das Insekt ausgestreut, z. B. bei zahlreichen *Acanthaceen* und *Scrophulariaceen*, wo der Pollen erst aus den auf langen Fäden stehenden Antheren herausfällt, wenn die Antherenträger angestoßen werden. Sehr komplizierte Streuwerkzeuge weist z. B. *Acanthus longifolius* auf. Dort liegen die 4 Antheren dicht aneinander und haben feste, wie aus Elfenbein gedrehte Antherenträger. Die Antheren sind aufgesprungen, werden aber von den gespannten Antherenträgern so fest zusammengehalten, daß nur kräftige Insekten sie auseinanderdrücken können, indem sie sich zwischen den Antherenträgern hindurchzwängen, wobei sie mit Pollen bestreut werden.

Betrachten wir jetzt einmal das

Abladen des Pollens.

Wenn das Abladen des Pollens Nutzen haben soll, so muß in der zu bestäubenden Blume die Narbe so stehen, daß diejenige Stelle des Insektes, an der der Pollen angeklebt ist, mit der Narbe in Berührung kommt.

Wurde der Pollen auf den Rücken des Insekts aufgeladen, so muß auch die Narbe mit dem Rücken des Insekts in Berührung kommen; hat er sich an den Mundteilen angeheftet, so müssen auch die Mundteile mit der Narbe in Berührung kommen, wird er an der Unterseite befestigt, so muß die Unterseite des Insekts später die Narbe berühren, was in der Tat zutrifft.

Vierzehnte Vorlesung.

Wir haben jetzt die erwachsene Blüte, sowie die biologische Bedeutung von Kelch, Krone, Staubblättern und Fruchtknoten erörtert, müssen nun aber noch etwas über die



Entwickelung der Blüte

sagen. Sie mag hier einfach in der vorzüglichen Darstellung von LUERSSEN wiedergegeben werden (LUERSSEN, Grundzüge der Botanik, 1885, S. 391—395).

Die Blattformationen der Blüten treten in akropetaler Folge auf. Demnach erscheinen zunächst die Kelchblätter in Gestalt flacher, meist halbmondförmiger Zellgewebshöcker.

Besteht der Kelch aus alternierenden Blattpaaren, so entstehen die Blätter jedes Paares gleichzeitig, die des unteren zuerst, etwas später diejenigen des oberen Paares. Auch bei 4 in einem Wirtel stehenden Kelchblättern kann ein ähnliches Verhalten

Fig. 245. Ranunculus trilobus. Blütenentwickelung nach PAYER. Alle Figuren mehr oder weniger stark vergrößert. A Junge Blüte nach Anlage der fünf Blumenblätter, c, von oben gesehen, die Kelchblätter sind der Altersfolge nach mit k'—k''''' bezeichnet. B Junge Blüte nach Anlage der fünf ersten Staubgefäße a. C Die in Fig. B dargestellte Blüte von der Seite gesehen. D Blüte mit den Anlagen der untersten Karpelle g. E Blüte, in welcher die Karpellbildung bis auf den Sproßscheitel vorgerückt ist. F Einige Karpelle der vorigen Figur noch stärker vergrößert, von oben gesehen. G Einzelnes schon weiter vorgeschrittenes Karpell von der Seite und H ein solches von vorne gesehen; bei o die Anlage der einzigen Samenknospe. J Reifes Karpell mit Samenknospe o im Längsschnitte.

eintreten, indem z. B. bei *Epilobium* die beiden transversalen Blätter deutlich früher als die medianen zur Anlage kommen. Ist dagegen der Kelch 3- oder 5-blätterig, so pflegen seine Glieder in einer Spirale mit der Divergenz $^1/_3$ oder $^2/_5$ zu erscheinen, wie dies auf den jugendlichsten Entwickelungsstufen unverkennbar hervortritt (Fig. 246 A, k'—k'''), und sich auch noch längere Zeit durch die ungleiche Größe der ungleichalterigen Blätter geltend macht (Fig. 245 A, k'—k''''', und B—E; Fig. 246 A—E). Es wachsen ferner, wie alle jugendlichen Blätter, auch die Kelchblätter auf ihrer Rücken- oder Außenseite zunächst stärker als auf der Vorderseite; sie nehmen daher bald die charakteristisch muschelförmige Gestalt an (Fig. 245 A—E), welche sie im Vereine mit raschem Wachstum befähigt, über dem Blütenscheitel zur Knospenlage zusammenzuschließen und die jüngeren Organe der letzteren zu schützen; kürzere oder längere Zeit nach dem Auftreten des Kelches erscheinen in den hier zunächst allein zu betrachtenden getrenntblätterigen Blüten die Kronenblätter als meist halbkugelige Höcker etwas höher als

Fig. 246. Oxalis violacea, Blütenentwickelung nach PAYER. A Junge Blüte mit den succedan auftretenden Anlagen der Kelchblätter k. B Etwas weiter vorgeschrittene Blüte mit den simultan auftretenden Blumenkronenblättern c. C Anlage der 5 mit den Kronenblättern alternierenden Staubgefäße a. D Blüte, in welcher auch die vor den Kronenblättern stehenden Staubgefäße a' angelegt sind. E Anlage der fünf Karpellblätter g. F Das weiter entwickelte Gynoeceum: die übrigen Blütenteile bis auf 3 Staubgefäße entfernt. G Weiteres Stadium, die 3 vorderen längeren Staubgefäße sind samt einem kürzeren vorderen und sämtlichen Kelchblättern abgeschnitten worden, von den Blumenblättern blieben zwei stehen, an der Basis der kurzen Staubgefäße zeigen sich die seitlichen Anhängsel ap. H Weiter entwickeltes Gynoeceum J Einzelnes Fruchtblatt mit jungen Samenknospen vom Rücken aufgeschnitten. K Längsschnitt des Gynoeceums, das linke Fach geöffnet, die Samenknospen zeigend, rechts eine Scheidewand, die Griffel bis auf die Basis fortgeschnitten. L Androeceum und Gynoeceum einer fertigen Blüte.

die Kelchblätter und mit diesen abwechselnd (Fig. 245 A, c, Fig. 246 B, c), in vielen Fällen ferner deutlich gleichzeitig, in anderen wenigstens in äußerst rascher Folge. Entgegen dem Verhalten des Kelches bleiben die Kronenblätter in ihrem Wachstum meist lange Zeit zurück, so daß die Staubgefäße, oft sogar schon die Fruchtblätter weit entwickelt, manchmal bereits ihrer definitiven Ausbildung nahe vorgefunden werden, wenn die Kronenblätter noch als verhältnismäßig winzige Schuppen in der Knospe verharren (Fig. 245 B—E; Fig. 246 A—G). Erst kurze Zeit vor dem Oeffnen der Blüte holt dann die Krone in sehr kurzer Zeit das Versäumte nach, wie z. B. sehr schön an den großen Blütenknospen von *Papaver* zu beobachten ist. Bleibt hingegen der Kelch im Wachstum zurück, und fällt infolgedessen der Krone die Rolle des Schutzorganes für die Geschlechtsorgane zu, wie beim Weinstocke, den *Compositen* (Fig. 248) u. a., so eilt die Krone in der Entwickelung auffallend voraus und schließt zur Knospe zusammen. Der Krone folgen die Staubgefäße in Spiralstellung oder in einem oder mehreren Wirteln als halbkugelige Zellgewebshöcker, die zunächst keinerlei Differenzierung in Filament und Anthere zeigen (Fig. 245 B und C, a; Fig. 246 C und D, a); letztere wird erst später, meist erst, wenn die Staubgefäße die Krone schon überflügelt haben, dadurch angedeutet, daß der obere Teil des Staubgefäßes zuerst kugelig anschwillt und dann die den Pollensäcken entsprechenden Längswülste zeigt (Fig. 245 D und E, a; Fig. 246 E—G, a). Selbst dann noch bleibt der Staubfaden im Verhältnis zur nun rascher sich ausbildenden Anthere gewöhnlich kurz, oft kaum angedeutet (Fig. 246 F und G, a).

Die Anlage des Pistills tritt in ihrer typischen Form dort am klarsten hervor, wo ein einziges oder mehrere Pistille aus je nur einem Fruchtblatte gebildet zur Entwickelung kommen, wie letzteres z. B. bei *Ranunculus* der Fall ist. In dieser Gattung erscheinen die Fruchtblätter spiralig in akropetaler Folge als Höckerchen, die bald taschenförmige Gestalt annehmen (Fig. 245 D—H) und zum Fruchtknoten zusammenschließen, indem ihre Seitenränder immer mehr nach vorne (Bauchseite) zusammenneigen und endlich hier verschmelzen. Bei dem ungleichen Alter der Karpelle einer und derselben Blüte läßt sich hier die ganze Entwickelungsfolge mit Leichtigkeit studieren. Aber auch in jenen Familien, in denen wir es mit einem aus mehreren wirtelig auftretenden Fruchtblättern zusammengesetzten Gynoeceum zu tun haben, läßt sich dessen Anlage aus der betreffenden Zahl von Karpiden und die gemeinsame Weiterbildung der letzteren unschwer verfolgen, wie ein Blick auf die Fig. 246 E—H (g) zeigt.

Fälle, in welchen die einzelnen Glieder einer Formation nicht in spiraliger Reihenfolge oder gleichzeitig im Wirtel angelegt werden, sind vorzüglich bei zygomorphen Blüten bekannt. Bei den *Resedaceen* mit medianer Zygomorphie ist die Hinterseite der Blüte in jeder Beziehung die geförderte.

Auf dieser Seite entstehen die ersten Kelch- und Kronenblätter, deren Entwickelung von hier aus rechts und links nach vorne vorschreitet (Fig. 247 A—C). Von den Staubgefäßen sind bei *Reseda* schon 8—10 aus der hinteren Hälfte der Knospe hervorgetreten, wenn die vordere Seite noch ohne Staubblattanlagen ist (Fig. 247 D und E), und ebenso zeigen die Fruchtblattanlagen dieselbe Reihenfolge des Erscheinens schon zu einer Zeit, in welcher die vordere Hälfte der Blütenknospe sogar noch keine Staubgefäße besitzt (Fig. 247 F). In dem Auftreten der Blattformationen selbst wird die akropetale Reihenfolge eingehalten.

Einen umgekehrten Entwickelungsgang zeigen die *Papilionaceen*, bei denen in den einzelnen Formationen die Glieder der Vorderseite zuerst erscheinen, also zuerst das median vordere Kelchblatt, dann je eines rechts und links, dann die zwei hinteren Kelchglieder, und noch bevor diese sichtbar werden, schon die beiden vorderen Kronenblätter. Aehnlich verhalten sich die verwandten *Caesalpiniaceen*.

Als Beispiel der Entwickelung einer verwachsenblätterigen Blumenkrone sollen die *Compositen* erläutert werden.

Die einzelne Blütenanlage wird auf der glatten, als Receptaculum bezeichneten, breiten Achsenfläche des Blütenköpfchens als ein zunächst ganz flach gewölbter Zellgewebshöcker sichtbar, der allmählich an Höhe und Breite zunimmt, bis er etwa Halbkugelform erreicht hat. Nun wird das Wachstum des Gipfels langsamer; dafür aber erhebt sich eine hoch oben gelegene ringförmige Partie der jungen Blüte in Gestalt eines Ringwalles, so daß die Blüte mehr oder weniger becherartig vertieft wird, ehe noch irgendwelche Organanlagen bemerkbar sind (Fig. 248 A, fl). Betrachten wir zunächst die regelmäßigen sogenannten Röhrenblüten, so sehen wir auf dem Rande dieses Achsenbechers gleichzeitig 5 getrennte Höcker sich erheben (Fig. 248 B, C, c), die unter allmählicher Vergrößerung sich langsam nach innen krümmen und zuletzt knospenartig zusammenschließen. Sie sind die 5 Zipfel der röhrenförmigen Krone, die durch eine unter ihnen gelegene, interkalar wachsende und die Beschaffenheit der Krone annehmende Ringzone (ihre Insertionszone) der becherförmigen Blütenachse gemeinsam emporgehoben werden. Der in der Systematik gebräuchliche Ausdruck „verwachsenblätterig“ ist daher (auch für die übrigen Blütenorgane) nur in diesem Sinne zu nehmen, nicht etwa so, als ob auch der verwachsene Teil der Krone etc. aus ursprünglich freien, erst nachträglich seitlich unter sich verschmolzenen Blattgebilden

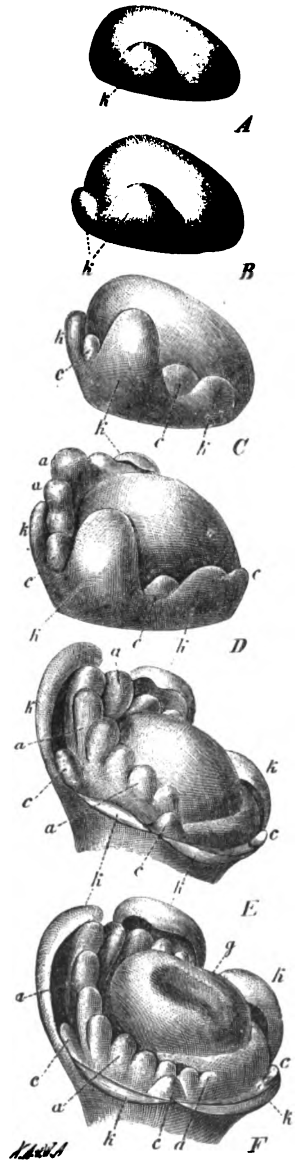


Fig. 247. Entwickelung der Blüte von **Reseda odorata**, nach PAYER. k Kelchblätter. c Kronenblätter. a Staubgefäße. g Pistill. Altersfolge in der Reihe der Buchstaben A—F.

hervorgegangen wäre. Bei gewissen *Compositen* (weibliche Blüten von *Broteroa*), sowie bei *Cucurbitaceen* beginnt die Krone sogar als einheitlicher Wulst aufzutreten, auf dessen Rande erst ziemlich spät (bei *Broteroa* kurze Zeit vor Anlage der Fruchtblätter), die Kronenzipfel sichtbar werden.

Hat die Krone eine gewisse Größe erreicht, so treten mit ihren Zipfeln abwechselnd die 5 Staubgefäßanlagen auf (Fig. 248 D, E, a),

und im Zentrum der vertieften Blütenachse erscheinen endlich die beiden Querwülste (Fig. 248 F, H und I, g), welche dem später zu beschreibenden Pistill angehören. Endlich werden, verhältnismäßig kurze Zeit vor Entfaltung der Blüte, Krone und Staubgefäße gemeinsam dadurch emporgehoben, daß die unter ihnen gelegene gemeinsame Insertionszone ringförmig emporwächst und sich dabei kronenartig ausbildet. Die Staubgefäße sind nun „der Krone eingefügt", beide Organe in demselben Sinne „verwachsen" wie dies oben für die verwachsenblätterige Krone angegeben wurde.

Die zygomorphen sogenannten Zungenblüten der *Compositen* sind in der Anlage der Krone den Röhrenblüten völlig gleich. Bald aber hört bei ihnen das Wachstum der beiden inneren, dem Zentrum des Köpfchens zugewendeten Kronenzipfel auf, und auch die Streckung

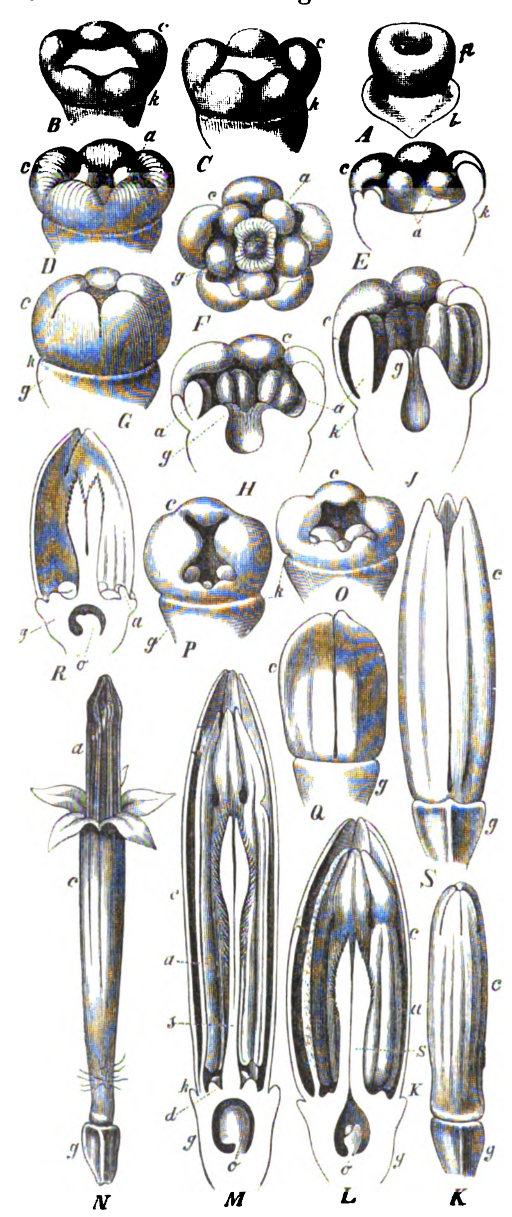


Fig. 248. Entwickelung der Blüte der Composite **Heliopsis scabra**, nach PAYER. A—N Röhrenblüten. A Junge Blüte vor Anlage der Korollenzipfel mit ihrem Deckblatte. B Auftreten der Blumenkronenlappen und des Kelchrudimentes. C Etwas älteres Stadium kurz vor der Anlage der Staubgefäße. D Auftreten der Staubgefäße, die Kronenlappen biegen sich zur Knospenlage einwärts. E Ein Stadium wie D, doch die Blüte halbiert, der Achsenscheitel noch flach gewölbt und ohne Fruchtblattanlagen. F Blüte mit den eben aufgetretenen beiden Karpellblättern; Scheitelansicht mit den Kronenzipfeln, etwas zurückgebogen. G Eine Blüte wie vorige, unverletzt. H Eine Blüte wie F und G, doch der Länge nach halbiert, der Schnitt durch die Mediane der Fruchtblätter gehend; die Basis der Fruchtknotenhöhle liegt bereits unter dem Niveau des Kelches (vergl. Fig. E). J Längsdurchschnittene Blüte mit weiter entwickeltem Gynoeceum. K Knospe von mittlerem Alter. L Weiter vorgeschrittene Knospe halbiert, der Fruchtknoten fast völlig ausgebildet, seine Samenknospe bereits mit Integumentanlage. M Noch ältere Blüte, fast reif zum Oeffnen. N Geöffnete Blüte. O—S Entwickelung der Zungenblüte. O Von den 5 Corollenlappen sind 3 bereits stärker emporgehoben worden; im Innern der Blüte sind die Anlagen der rudimentär bleibenden Staubgefäße sichtbar. P Etwas älteres, und Q noch älteres Stadium. R Eine Knospe wie Q der Länge nach halbiert. S Halbreife Zungenblüte geschlossen. In allen Figuren: b Braktee, fl Blütensproß, k Kelch, a Stamina, g Gynoeceum, s Griffel, d Discus, o Ovulum.

des unter ihnen liegenden Ringstückes ist nicht sehr beträchtlich, während die drei äußeren Zipfel samt ihrem gemeinsamen Tragstücke sich stärker entwickeln (Fig. 248 O, P) und sich zum bandförmigen, dreizähnigen Teile der Zungenblüte verlängern, dessen Ränder in der Knospe nach innen eingebogen sind (Fig. 248 Q, S), so daß es den Anschein gewinnt, als entstände die Zungenblüte durch einseitiges Aufschlitzen einer Röhrenblüte. In anderen Fällen (*Taraxacum*) erlischt frühzeitig das Wachstum zwischen den beiden inneren Kronenlappen, und alle 5 Zipfel werden von einem bandförmigen Kronenstücke gemeinsam emporgehoben. Was endlich den Kelch betrifft, so gehören die *Compositen* zu denjenigen Pflanzen, bei denen seine Anlage erst spät bemerkbar wird. Er tritt in dieser Familie ferner nur ausnahmsweise (bei Monstrositäten) in blattartiger Ausbildung auf, sonst nur in Form eines schwachen, den Gipfel des unterständigen Fruchtknotens dicht unter der Krone umziehenden Wulstes oder Randes (Fig. 248 B, C, G, J, K), auf welchem in vielen Fällen der den *Compositen* zukommende Pappus als ein Kranz von Haaren, Borsten oder Schuppen entspringt.

So weit LUERSSEN.

In bezug auf die Entstehung unterständiger Fruchtknoten sei folgendes wörtlich aus GOEBELS Organographie, S. 743 ff. entliehen:

Auf Grund zu wenig genauer entwickelungsgeschichtlicher Untersuchungen gelangte man früher zu der Anschauung, daß der eigentliche Fruchtknoten bei den epigynen Blüten von der becherförmig gestalteten Blütenachse gebildet sei, die Fruchtblätter aber nur die Griffel und Narben bildeten. Mit Recht hat die vergleichende Morphologie dieser Auffassung, welche auch jetzt noch in manchen Büchern sich findet, widersprochen. Denn auch die Entwickelungsgeschichte (GOEBEL, Bot. Ztg. 1886, S. 729) zeigt bei genauer Betrachtung, daß die Fruchtblätter beim Aufbau der Fruchtknotenhöhlung beteiligt sind, und daß die Samenanlagen keinen anderen Ursprung haben als beim oberständigen Fruchtknoten. Gemeinsam ist allen unterständigen Fruchtknoten, daß der Blütenvegetationspunkt mehr oder minder frühzeitig sich konkav vertieft, die Blattgebilde der Blüte sprossen teils aus dem Rande, teils aus der Innenböschung dieser Vertiefung hervor. Ob man den Randteil des Bechers der Blütenachse oder einer „kongenitalen Verwachsung" der verschiedenen Blattkreise der Blüte zuschreiben will, ist ziemlich gleichgültig, weil die Blütenachse eben mit der Hervorbringung der Blattgebilde der Blüte, wie oben betont, ihre Existenz aufgibt. Je früher die Blütenachse die Becherform annimmt, desto mehr werden wir im allgemeinen deren Zustandekommen der Blütenachse zuschreiben, je später, desto mehr wird sich das Verhalten dem ursprünglicheren nähern, wie es uns die hypogynen Blüten darstellen. Wenn wir in manchen Fällen, z. B. bei manchen *Cacteen*, sehen, daß die Außenfläche des unterständigen Fruchtknotens imstande ist, Blätter und Seitensprosse hervorzubringen, so kann über die Achsennatur der ersteren kein Zweifel sein, die Blütenachse ist hier spät in die Bildung des Fruchtknotens hineingezogen worden, in anderen Fällen geschieht dies dagegen sehr früh, dann tritt die Achse, wie erwähnt, gegenüber den Blattgebilden der Blüte ganz zurück. Zwei Beispiele seien hier kurz angeführt.

a) Blütenvegetationspunkt nicht aufgebraucht. Besonders instruktiv ist das Verhalten mancher *Rosifloren,* bei denen Uebergänge von perigynen zu hypogynen Blüten sich finden. Zu diesen Uebergängen gehören auch die Blüten einiger *Pomaceen* (Fig. 249, 1—6). Die Blüten-

achse von *Pirus malus* ist in Fig. 249, 1 schon becherförmig ausgehöhlt, die 5 Fruchtblätter treten als Höcker auf der seichten inneren Böschung auf; sie nehmen den ganzen inneren Rand der Böschung ein, auf dem Grunde ist aber (auch noch in späteren Stadien) die flache Wölbung des Blütenvegetationspunktes (v) sichtbar, von hier aus würde sich eine gewöhnliche perigyne Blüte, bei welcher die Fruchtblätter allein den Fruchtknoten bilden, entwickeln, wenn die in Fig. 249, 4 (bei einem Fruchtblatte rechts) schraffierte Zone ein starkes interkalares Wachstum aufweisen würde, entsprechend der Wachstumsverteilung bei den Blättern der meisten *Angiospermen*. Dies ist aber nicht der Fall. Vielmehr sehen wir, daß die Fruchtknotenhöhlung aufgebaut wird durch das Wachstum der in Fig. 249, 4 links schraffierten Zone (ein weiteres Beispiel für die von GOEBEL betonte Tatsache, daß verhältnismäßig geringe Verschiebungen der Wachstumszonen einen großen Ausschlag geben). Diese aber umfaßt 1) die Blütenachse, 2) die sie innen ganz bedeckende Basis der Fruchtblätter. Die durch Wachstum

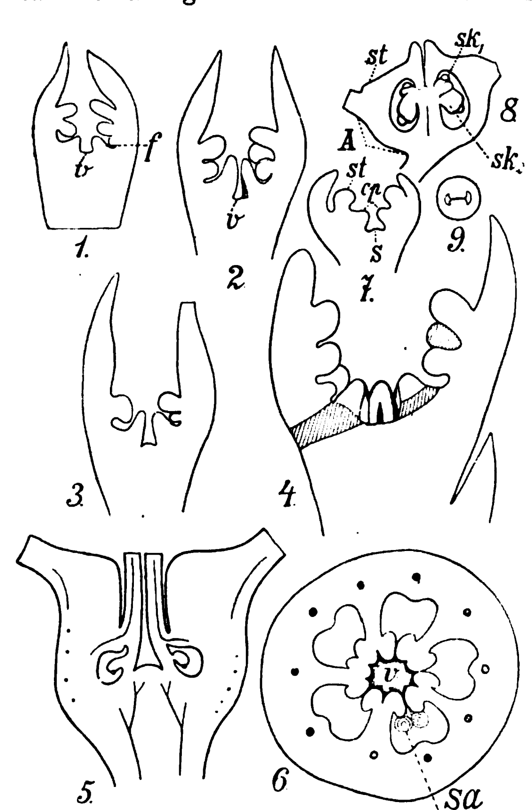


Fig. 249. 1—6 Pirus malus. I Junge Blüte im Längsschnitt. v Ende der Blütenachse, f Fruchtblatt. 2—5 Aeltere Stadien. Bezüglich Fig. 4 vergl. den Text. 6 Querschnitt durch den Fruchtknoten. 7 Längsschnitt durch eine junge Blüte von Eryngium maritimum. st Staubblätter, cp Karpelle. 8 und 9 Angelica silvestris. 8 Längsschnitt eines jungen Fruchtknotens, die Samenanlagen sind wandständig und entspringen an den Stellen, welche den verwachsenen Rändern entsprechen, sie werden später emporgehoben. Alles nach GOEBEL.

dieser Zone entstehende Fruchtknotenhöhlung ist also innen ausgekleidet von den Fruchtblättern, und wir können uns nicht wundern, daß die Placentation ganz dieselbe ist wie bei oberständigen Fruchtknoten. Es handelt sich also um ein gemeinsames Wachstum von Blütenboden und Fruchtblättern, und wir sehen, daß die Anschauung, wonach die Fruchtblätter nur die Griffel bilden sollen, nicht haltbar ist.

b) Blütenvegetationspunkt ganz aufgebraucht. Als Beispiel seien die *Umbelliferen* angeführt (Fig. 249, 7—9). Sie verhalten sich wie *Acer*, bei dem „terminale Fruchtblätter" gebildet werden, indem der Vegetationspunkt zur Blattbildung ganz aufgebraucht wird. Genau dasselbe geschieht nun bei den *Umbelliferen*, nur kombiniert mit der Tatsache, daß die Fruchtblätter nicht frei, sondern an ihrer Außenfläche mit dem Blüten-

vegetationspunkt vereinigt sind. Es sind also auch hier die beiden Fruchtblatt-„Sohlen“, an denen die Samenanlagen entstehen, miteinander vereinigt, sie bilden eine Scheidewand. In jedem Fach sind zwei Samenanlagen, von denen aber eine — die aufwärtsgerichtete — regelmäßig verkümmert, während die andere sich weiter entwickelt. Die Samenanlagen waren ursprünglich am Grunde des Fruchtknotens angelegt, sind dann aber durch die Wachstumsverteilung in der jungen Fruchtknotenhöhle nach oben verschoben worden.

Der Bauplan der fertigen Blüte ist am klarsten im Knospenzustande, später, nach dem Oeffnen, treten vielfach Verschiebungen auf.

In diesem Zustande sind auch die Stellungsverhältnisse eines Perianthwirtels zueinander am besten zu erkennen, sowie auch die

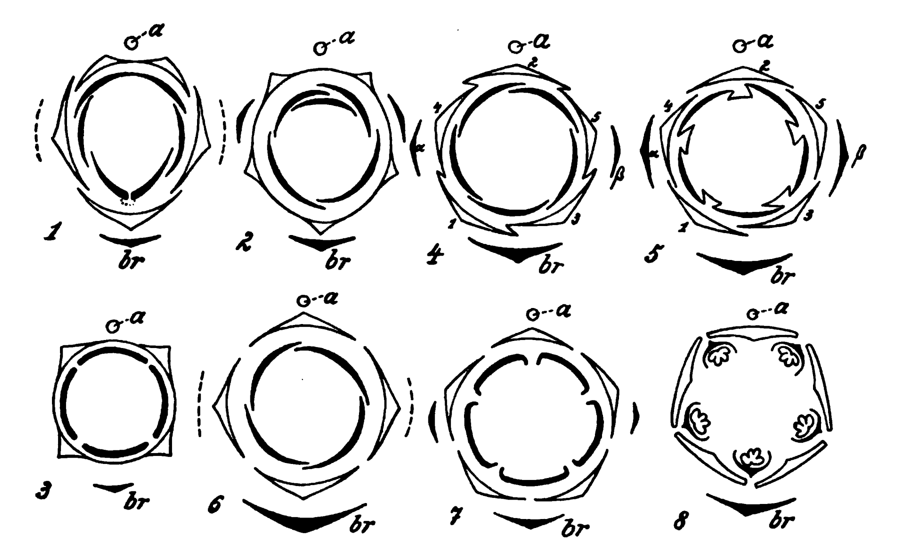


Fig. 250. Uebersicht einiger häufiger Fälle der Aestivation der Perianthblätter, nach PAX in v. WETTSTEIN. a Trngachse, br Deckblatt. α und β die Vorblätter. Die Zahlen 1—5 deuten die Entstehungsfolge der Kelchblätter an. 1 Kelch „aufsteigend“. 2 Krone „aufsteigend“. 3 Krone „valvat“. 4 Kelch „quincuncial“, Krone linksgedreht. 5 Kelch quincuncial, Krone rechtsgedreht. 6 Kelch valvat, Krone linksgedreht. 7 Krone „induplikat-valvat“. 8 Kelch valvat, Krone involut.

gegenseitige Deckung der Blätter, die sogenannte Aestivation; da sowohl Stellung wie Aestivation von großer Konstanz zu sein pflegen, sind sie systematisch wichtig, weshalb hier eine Reihe der wichtigsten und häufigsten solcher Stellungsverhältnisse aufgeführt werden mag.

Zur weiteren Erläuterung sei erwähnt, daß die Knospenlage aufsteigend ist, wenn sich die Teile von unten nach oben, absteigend, wenn sie sich von oben nach unten decken. Valvat oder klappig heißt der Fall, wo sich die Blätter nur gegenseitig berühren, nicht decken. Quincuncial heißt die Anordnung, wenn 5 Blätter einer Blüte genau der $^2/_5$-Blattstellung entsprechend sich decken, gedreht (contorta), wenn immer der rechte Rand des einen Blattes den linken des benachbarten deckt (rechtsgedreht) oder umgekehrt (linksgedreht), in-

duplikativ oder induplikat-valvat, wenn die sich berührenden Ränder der Blätter nach innen gebogen sind.

Aufsteigende und absteigende Knospenlagen nennt man zusammen cochlear, während alle Fälle, in denen die Ränder der Blätter übereinandergreifen, die Knospenlage dachig, dachziegelartig, imbrikat heißt. Dazu gehören also die contorte, die quincunciale und die cochleare Knospenlage.

Weiter hat man ebenso wie bei den Laubknospen auf Vernation, d. h. auf die Faltung des einzelnen Blattes zu achten; wir nennen sie flachgefaltet (duplikativ), wenn das Blatt an der Mittelrippe zusammengefaltet ist; mehrfach gefaltet oder plicata, wenn es in zahlreiche Längsfalten gelegt ist; zerknittert oder corrugativ, wenn es nach allen Richtungen hin gefaltet ist; eingerollt (involutiv), wenn die Seitenränder nach der Oberseite zu eingerollt sind; zurückgerollt (revolutiv), wenn das Gegenteil stattfindet; zusammengerollt (konvolutiv), wenn das ganze Blatt in einer Richtung gerollt ist.

Wie wir oben die Knospenlage in diagrammatischer Weise angegeben haben, so können wir auch ein

Diagramm

der ganzen Blüte herstellen, d. h. eine Projektion ihrer sämtlichen Organe in eine Ebene senkrecht zur Längsachse der Blüte.

In einem solchen Diagramm gibt man meistens die Kelchblätter schraffiert, die Kronenblätter schwarz, die Staubgefäße im Querschnitt der Anthere und den Fruchtknoten ebenfalls im Querschnitt an.

Meistens fügt man auch noch die Tragachse hinzu und die Vor- und Deckblätter, worüber später. Ein Diagramm von *Lilium* sieht dann so aus:



Man braucht nun ein solches Diagramm nicht immer zu zeichnen, sondern kann es auch in einer sogenannten Blütenformel schreiben, wobei man die Perigonblätter, wenn nicht in Kelch und Krone differenziert, P nennt, die Kelchblätter K, die Blumenblätter (Corolla) C, das Androeceum A und das Gynoeceum G. Die Zahl der Glieder einer jeden Formation deutet man durch Zahlen, die Zahl der Kreise durch +, Verwachsungen durch (), oberständig durch $\underline{x}$, unterständig durch $\overline{x}$ an. Zygomorphie kann durch einen Pfeil angedeutet werden.

Wir bekommen dann z. B.:

Lilium P 3+3, A 3+3, G (3).
Ranunculus K 5, C_5, A ∞, G ∞.
Cytisus Laburnum ↓ K 5, C 5, A (5+5), G 1.
Artemisia K 0, C (5), A (5), G (2).

Wir haben oben schon die Ausdrücke Deckblätter und Vorblätter genannt; zusammen heißen sie Hochblätter.

Die Deckblätter oder Tragblätter heißen die Blätter, in deren Achseln die Blüten stehen.

Vorblätter sind die am Blütenstiele meistens in der Zwei- oder Einzahl vorkommenden Blätter.

Diese Vorblätter können median stehen, d. h. in der Ebene, welche durch die Mittellinie des Deckblattes geht, oder aber sie stehen links und rechts von derselben, d. h. transversal.

Von den beiden Vorblättern, die transversal liegen, liegt das eine links, das andere rechts, wobei diese Ausdrücke in dem Sinne verwendet werden, wie sie liegen, wenn man die Blüte von vorne betrachtet.



Fig. 251. Blüte von Campanula mit Deckblatt d und transversalen Vorblättern v, nach KARSTEN.

Hinten liegt ein medianes Blatt, das sich zwischen dem Blütenstiel und der Tragachse, vorne ein solches, das sich an der anderen Seite des Blütenstiels befindet. Von systematischer Wichtigkeit ist nun eben die Stellung der äußersten Perianthblätter zu den Vorblättern, der sogenannte Blütenanschluß, bezw. bei dem Fehlen derselben die zu den Achsen und Tragblättern, die man als Blüteneinsatz bezeichnet.

Die häufigsten Fälle sind hier nach PAX abgebildet (Fig. 252, 1—18).

Nachdem wir nun die Blüten der *Angiospermen* kennen gelernt haben, muß noch etwas über deren Anordnung an der Pflanze gesagt werden. Bei den meisten *Angiospermen* stehen die Blüten nicht einzeln, sondern in Blütenständen oder Infloreszenzen.

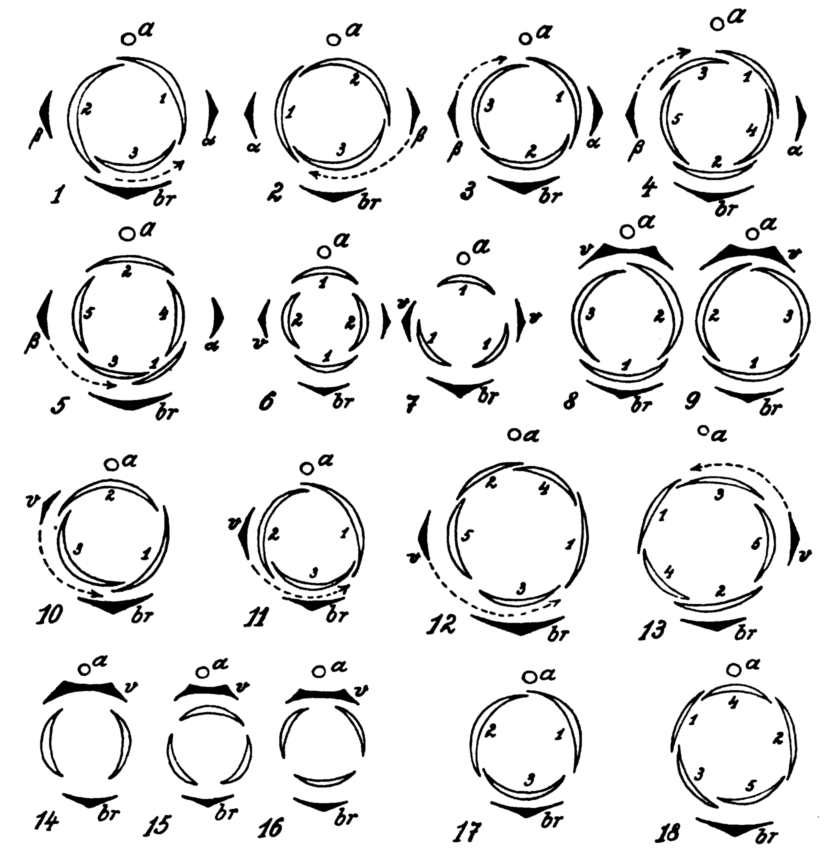


Fig. 252. Uebersicht der Arten des Blütenausschlusses und Einsatzes aus WETTSTEIN (Diagramme der Deckblätter, Vorblätter und Kelchblätter). In allen Figuren bedeutet a die Tragachse, br das Deckblatt (Braktee). v resp. α und β die Vorblätter (Bracteolae, Prophylla). Die den Kelchblättern beigesetzten Ziffern deuten deren Entstehungsfolge an, die Pfeile ihren Anschluß an die Vorblätter, nach PAX.

Die Infloreszenzen.

Unter diesen unterscheidet man einfache und zusammengesetzte. Die ersteren lassen sich auf zwei Typen zurückführen, den traubigen, botrytischen oder racemösen Typus und den trugdoldigen oder cymösen Typus. Folgende Uebersicht ist KARSTEN entliehen:

1. Racemöse Blütenstände.

a) Seitenachsen einfach:
  1) Traube (Botrys, Racemus): gestielte Einzelblüten an einer verlängerten Hauptachse.
  2) Aehre (Spica): sitzende Einzelblüten an einer verlängerten Hauptachse. Eine Aehre mit fleischiger verdickter Hauptachse heißt Kolben (Spadix), eine Aehre, die nach dem Verblühen oder bei der Fruchtreife als Ganzes abfällt: Kätzchen (Amentum).
  3) Dolde (Umbella): gestielte Einzelblüten an einer verkürzten Hauptachse.

4) **K ö p f c h e n** (Capitulum): sitzende Einzelblüten an einer verkürzten Hauptachse (*Compositen*).

b) Seitenachsen verzweigt:

5) **R i s p e** (Pannicula): eine Hauptachse, deren Seitenachsen Trauben darstellen.

6) **Z u s a m m e n g e s e t z t e   D o l d e**: eine Dolde, die an Stelle von Einzelblüten wiederum Dolden trägt.

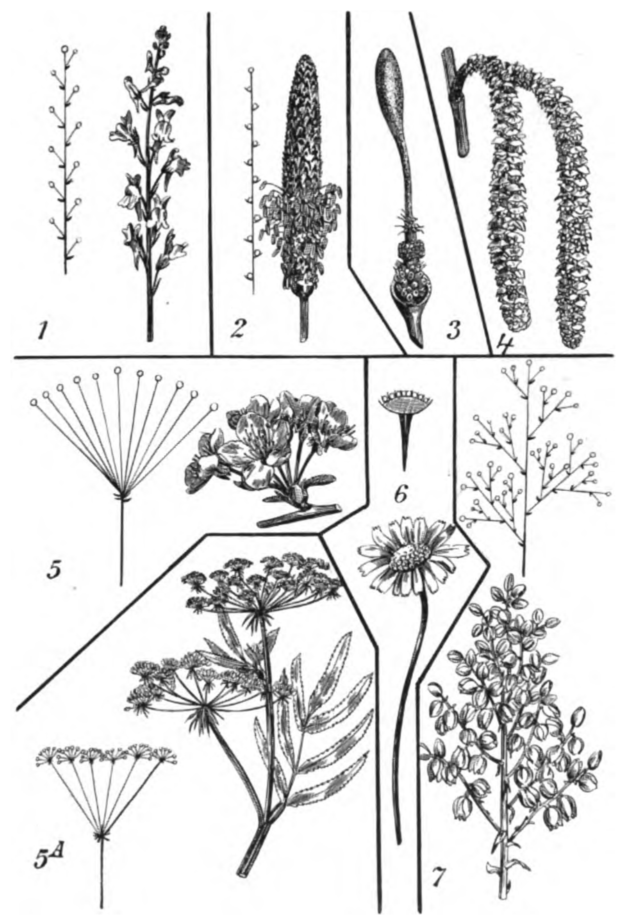


Fig. 253. Racemöse Blütenstände, nach KARSTEN. 1 Traube (Racemus), links Diagramm, rechts Traube von Linaria striata. 2 Spica (Aehre), links Diagramm, rechts Plantago lanceolata. 3 Spadix von Arum maculatum. 4 Amentum von Corylus americana. 5 Dolde (Umbella), links Diagramm, rechts Prunus cerasus. 5A Zusammengesetzte Dolde, links Diagramm, rechts Sium latifolium. 6 Köpfchen (Capitulum), oben Diagramm, unten Arnica montana. 7 Rispe (Panicula), oben Diagramm, unten Yucca filamentosa.

2. Cymöse Blütenstände.

a) **P l e i o c h a s i u m**: relative Hauptachse mit mehr als zwei Seitenzweigen (viele Arten von *Euphorbia*).

b) **D i c h a s i u m**: relative Hauptachse mit je zwei Seitenzweigen.

c) **M o n o c h a s i u m**: relative Hauptachse mit je einem Seitenzweig.

1) Die aufeinanderfolgenden Seitenachsen fallen sämtlich in die Medianebene, und zwar:
   α) Sichel (Drepanium): im Aufrisse alle auf derselben Seite,
   β) Fächel (Rhipidium): abwechselnd rechts und links.

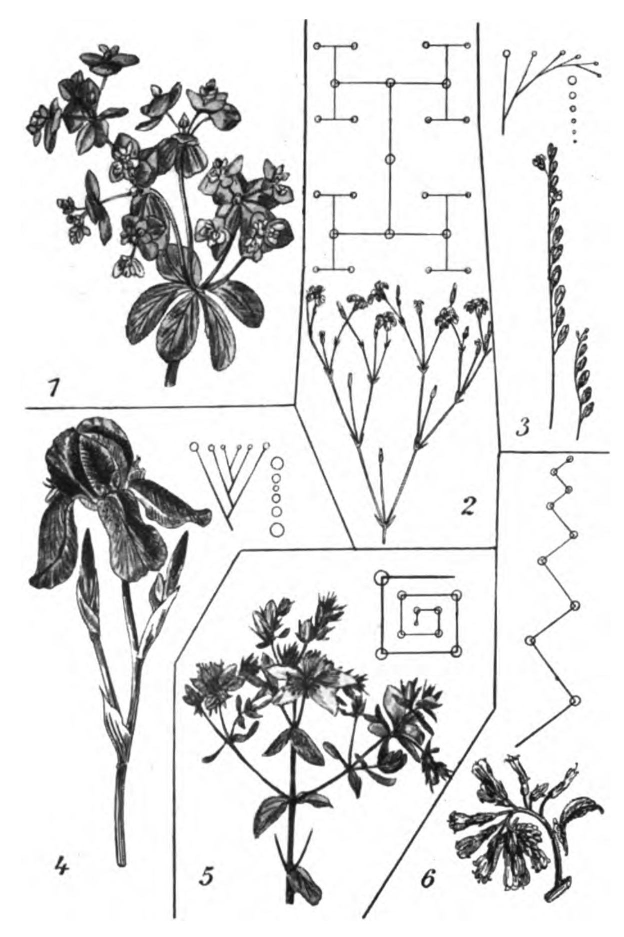


Fig. 254. Cymöse Blütenstände, nach KARSTEN. 1, 3 unten und 5 links Original. 1 Pleiochasium von Euphorbia helioscopia. 2 Dichasium, oben Diagramm, unten Cerastium collinum. 3 Sichel, oben Diagramm und zwar links im Aufriß, rechts im Grundriß, unten Drosera. 4 Rhipidium, rechts oben Diagramm wie bei 3, links Iris germanica. 5 Bostryx, oben rechts Diagramm, links Hypericum perforatum. 6 Cincinnus, oben Diagramm, unten Symphytum asperrimum.

2) Die Seitenachsen stehen transversal, sie lassen sich daher nur in Grundrissen zur Anschauung bringen:
   α) Schraubel (Bostryx): die aufeinanderfolgenden Seitenachsen weichen stets im gleichen Sinne von den sukzessiven Medianebenen ab.
   β) Wickel (Cincinnus): die aufeinanderfolgenden Seitenachsen stehen abwechselnd rechts und links von den sukzessiven Medianebenen.

Fünfzehnte Vorlesung.

Nachdem wir jetzt die Blüten besprochen haben, muß etwas über die von ihnen gebildeten Fortpflanzungszellen, über die Mikro- und Makrosporen gesagt werden. Fangen wir mit den

Mikrosporen

an. Die Mikrosporen, meistens Pollen genannt, werden in den Antheren gebildet.

Macht man einen Querschnitt durch eine junge Anthere, so sieht man einen parenchymatischen homogenen Gewebekörper mit deutlicher Epidermis.

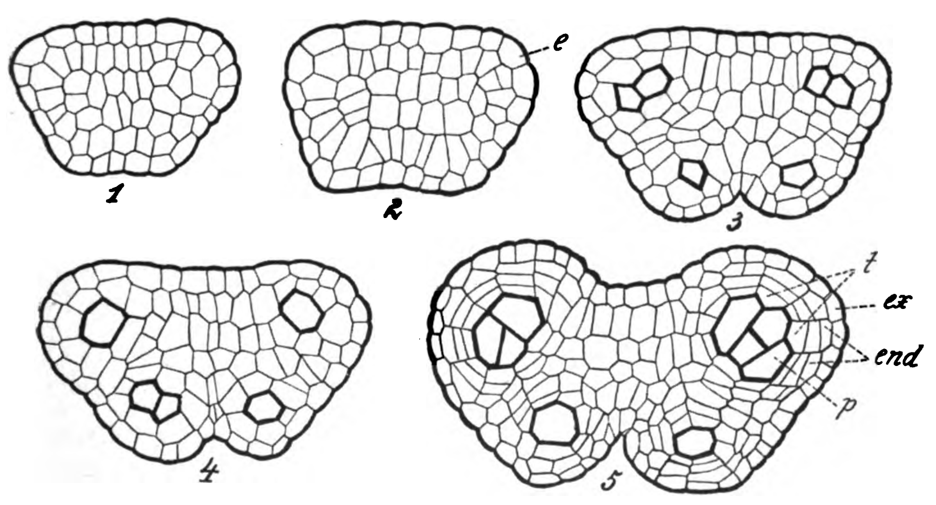


Fig. 255. Entwickelung der Anthere resp. Anlage der Pollensäcke von Chrysanthemum. Querschnitte, nach WARMING. In Fig. 5 bedeutet: ex Exothecium, hervorgegangen aus der Epidermis (e in Fig. 2), end Endothecium, t Tapetum, p sporogenes Gewebe.

An vier Stellen dieses Gewebekörpers tritt nun später sporogenes Gewebe auf und zwar dadurch, wie WARMING nachwies, daß an vier Stellen eine subepidermale Zellreihe oder Zellschicht sich durch perikline Wände teilt. Von den dadurch gebildeten Zellen werden die innersten

zum Archespor, die unmittelbar unter der Epidermis gelegene Schicht bildet sich zur Faserschicht oder zum Endothecium um. Dieses spielt beim Oeffnen der so entstandenen vier Sporangien eine Rolle. Die zwischen Archespor und Faserschicht gelegene Schicht wird zum Tapetum, das an der Innenseite des Archespors durch Teilung der zentral gelegenen Teile des Grundparenchyms der Anthere ergänzt wird.

Die *Angiospermen* sind demnach eusporongiat und bilden meistens vier Sporangien in jeder Anthere aus. Die Bildung der Mikrosporen findet ganz wie bei den eusporangiaten *Farnen* und *Gymnospermen* statt, die frei werdenden Sporenmutterzellen runden sich ab und bilden den Pollen durch Tetradenteilung, dabei können die Archesporzellen direkt zu Pollenmutterzellen werden (z. B. *Knautia arvensis*), meistens aber teilen sie sich noch ein bis mehrere Male, bevor sie Pollenmutterzellen sind.

Die, wie gesagt, in der Vierzahl aus den Pollenmutterzellen entstehenden Pollenkörner werden in der Regel frei, so bei allen Windblütlern. Es kommt aber auch vor, daß die Pollentetraden dauernd bestehen bleiben (z. B. *Rhododendron, Typha*) oder auch zahlreiche Pollenkörner zusammen kleine Gewebekörper bilden, sogenannte Massulae, welche entweder aus Pollenkörnern oder aus Pollenkörnertetraden zusammengesetzt sein können, und schließlich finden wir bei *Asclepidiaceen* und *Orchideen* die gesamten Pollenkörner eines Faches in Zusammenhang; wir reden dann von Pollinarien.

Bei vielen *Orchideen* bildet sich dann die eine Seite des Pollinariums zu einem Stielchen oder einer Caudicula aus, die ebenfalls aus den Zellen des Archespors hervorgeht und, wie wir sahen, bei der Pollenübertragung eine Rolle spielt.

Die Gestalt der Pollenkörner ist sehr mannigfach, auch deren Größe bei verschiedenen Arten sehr verschieden, ebenso die Skulptur ihrer Wand, welche in Exine und Intine gesondert ist. Bei vielen Pollenarten ist eine Keimungsstelle nicht vorgebildet, bei anderen hingegen gibt es eine bis mehrere vorgebildete Keimungsstellen.

Die Makrosporen

befinden sich in den Makrosporangien oder Ovulis, deren Entwickelung hier geschildert werden mag.

Im gewöhnlichsten Falle verläuft diese etwa in folgender Weise: Zunächst entsteht durch Teilung der oberen und subepidermalen Zellschichten der Placenta ein Höcker, der spätere Nucellus des Ovulums. An der Basis dieses Höckers wächst nun ein Ringwall hinauf, der zum innern, resp. zum einzigen Integument wird. Wird ein zweites Integument gebildet, so wird es etwas später unterhalb des ersteren angelegt. Zwei Integumente finden sich bei fast allen *Monokotyledonen* (bis jetzt bekannte Ausnahme *Crinum*), ein Integument und dann ein dickes ist typisch für die *Sympetalen*, während bei den choripetalen *Dikotyledonen* sowohl zwei, wie ein Integument vorkommen. (Vergl. Fig. 258 und 259, S. 412.) Das Archespor entsteht aus der hypodermalen Zellschicht und kann vielzellig sein, wie z. B. bei den *Rosaceen*, oder einzellig, in welchem Falle es häufig die Endzelle einer axilen Zellreihe ist; letzteres ist z. B. typisch für die *Monokotyledonen*.

Die Archesporzelle, resp. die einzige sich entwickelnde vieler Archesporzellen, schneidet nun bald eine äußere Zelle ab, vielfach Tapetumzelle, besser mit Coulter und Chamberlain parietale Zelle genannt.

Die parietale Zelle kann sich mehrmals teilen und dadurch die innere, sporogene Zelle tief in den Nucellus vergraben, oder aber sie teilt sich antiklin oder bleibt ungeteilt, mit einem Worte, ihr Verhalten ist sehr verschieden. Die sporogene Zelle ist fast immer die Makrosporenmutterzelle. Sie teilt sich meistens in eine axile Reihe von 2, 3 oder 4 Zellen, bleibt auch wohl ungeteilt.

Betrachten wir jetzt einmal die x-Generationen und fangen wir mit der

♂ x-Generation

an. Das Pollenkorn der *Angiospermen* keimt schon in der Anthere oder erst auf der Narbe des Fruchtknotens. Sterile Prothalliumzellen werden nicht gebildet; die erste Teilung liefert schon den Pollenschlauchnucleus und die generative Energide, welche später die beiden nackten, aber beweglichen Spermakerne bildet.

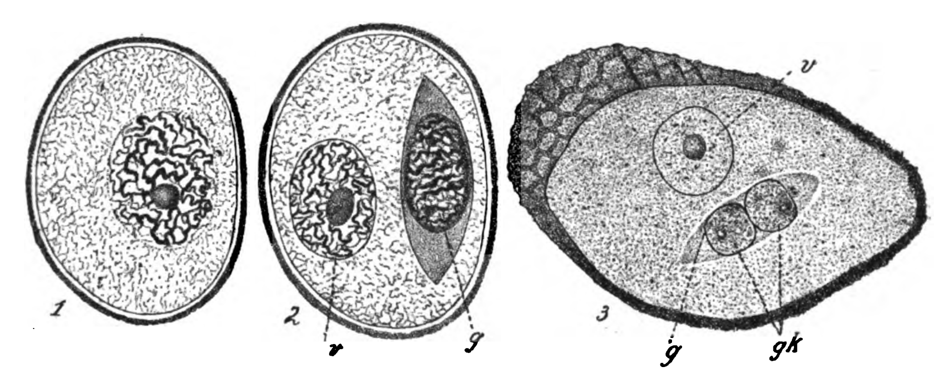


Fig. 256. 1, 2 Pollenkörner von Lilium martagon im optischen Durchschnitte. 1 Reifes Pollenkorn, × 750. 2 Dasselbe geteilt in die generative (g) und die vegetative (v) Zelle, × 750, nach GUIGNARD. 3 Pollenkorn von Lilium auratum; die generative Zelle bereits zweigeteilt, × 500, gk Spermakerne, nach CHAMBERLAIN.

Daß diese Spermakerne wirklich nackt und nicht, wie GUIGNARD meinte, noch vom Plasmareste der generativen Zellen eingeschlossen sind, geht aus der schönen Untersuchung NAWASCHINS über *Lilium martagon* in TREUBS Festschrift hervor. Seine Resultate faßt er dort in folgenden 4 Sätzen zusammen:

1) Das Cytoplasma der generativen Zelle behält seine feinkörnige Struktur bis über die Anaphasen der Teilung des generativen Kerns, die generative Zelle gibt somit ihre Selbständigkeit erst allmählich auf in dem Maße, als sich die endgültige Ausbildung der Spermakerne vollzieht.

2) Die Kernteilung in der generativen Zelle zeichnet sich in erster Linie durch eine deutliche Differenzierung der Chromosomen aus, die während der sämtlichen Teilungsstadien perlschnurartige oder überhaupt körnige Struktur behalten.

3) Da die achromatische Spindel in der generativen Zelle nur mangelhaft angelegt wird, in manchen Fällen aber deren Ausbildung zweifelhaft oder sogar nicht festzustellen ist, so scheinen hier die kine-

tischen Vorgänge bei der Kernteilung durch die Eigenbewegungen der Chromosomen vollzogen zu werden.

4) Die Spermakerne nehmen den Bau eines sich im Ruhezustande befindenden Kernes nicht an; ihr Chromatin behält dieselbe Verteilung, die für die Telophasen der Kernteilung charakteristisch ist[1]; daher ist es nicht unwahrscheinlich, daß die Spermakerne in dem reifen Zustande fähig sind, sich zu bewegen.

Untenstehende Figuren mögen dies verdeutlichen.

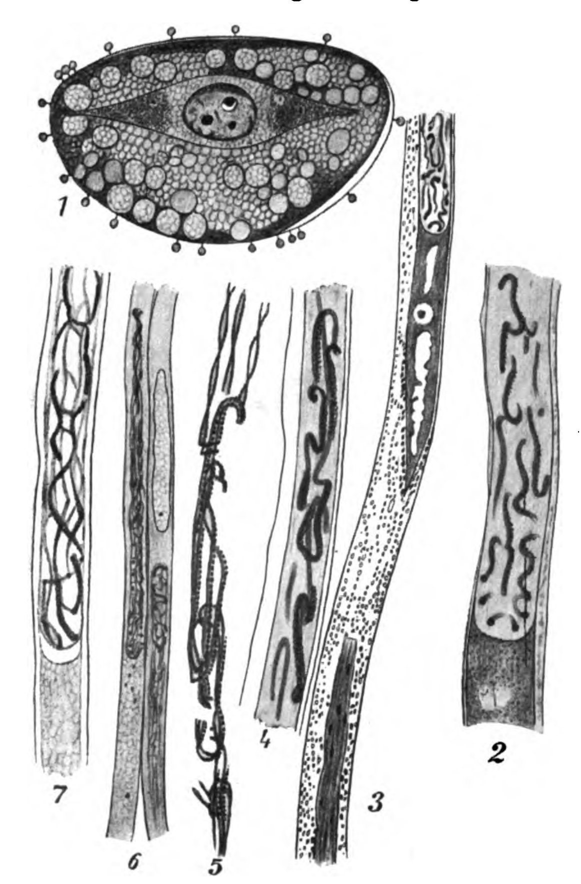


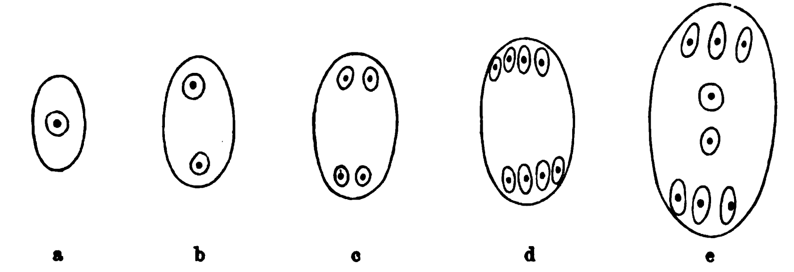
Fig. 257. Lilium martagon, nach NAWASCHIN. 1 Längsschnitt durch das reife Pollenkorn, die generative Zelle mit ruhendem Kern zeigend. 2 Ein Teil des Pollenschlauches mit einem Teile der generativen Zelle. Im Zellkerne findet das Ausspinnen des Knäuelfadens statt. Das Plasma der generativen Zelle (unten sichtbar) ist feinkörnig. 3 Ein größerer Teil des Pollenschlauches, oben der untere Teil der generativen Zelle, unten ein Teil des Schlauchkernes. 4 Ein Teil des sich entwirrenden Knäuels aus dem generativen Kerne, der Faden bereits in der Längsspaltung begriffen. 5 Weiteres Spaltungsstadium. 6 Zwei Pollenschläuche nebeneinander mit Tochterkernen des generativen Kernes in der Telophase seiner Teilung. 7 Ein Teil eines fast reifen Spermakernes, das Cytoplasma der generativen Zelle stark schaumig geworden.

♀ x-Generation.

Wir sahen schon, daß bei den *Angiospermen* die Makrosporenmutterzelle entweder ohne oder nach Teilung zum Embryosack werden kann. In ersterem Falle ist also der Embryosack eine Makrosporenmutterzelle, im letzteren eine Makrospore. Betrachten wir zunächst den letzteren häufigeren Fall und sehen wir, wie eine solche Makrospore sich bei der Keimung verhält. Die Makrospore enthält natürlich einen Kern (a); dieser teilt sich, und die Tochterkerne begeben sich sofort nach den

1) Auch in den Spermakernen des Lebermooses Monoclea sind die Chromosomen differenziert. Vergl. Bd. II, S. 107, Fig. 60, 7.

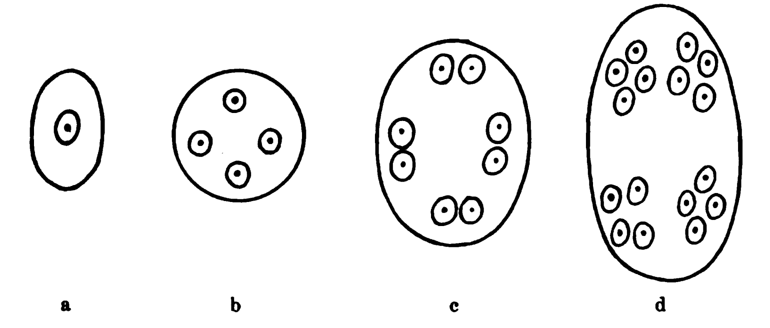
Polen der Makrospore (b). Dort angelangt, teilen sie sich wieder (c), und dann noch einmal (d), so daß an jedem Ende des Embryosackes



jetzt 4 Kerne liegen. Von jeder dieser Vierergruppen begibt sich ein Kern nach dem Zentrum der Makrospore (e). Diese beiden Kerne werden Polkerne genannt, und es bleiben also an jedem Ende der Makrospore 3 Kerne liegen. Jeder umgibt sich nun bald mit Plasma und Membran, so daß an jedem Pole des Embryosackes 3 Zellen liegen mit je einem Kerne, während die große zentrale Energide 2 Kerne, die Polkerne (P), enthält. Die beiden polaren Zellengruppen verhalten sich aber weiter sehr verschieden, die der Mikropyle benachbarte differenziert sich in eine Eizelle (E) und zwei Gehilfinnen oder Synergiden (S_1 S_2) und bildet so den Eiapparat, die entgegengesetzte Gruppe bildet 3 gleiche Zellen aus, die sogenannten Antipoden (A). Auf diesem Stadium harrt die weibliche x-Generation der Befruchtung.

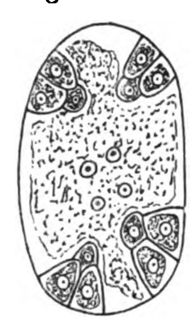
Anders geht die Sache bei gewissen Arten vor sich, bei denen der Embryosack statt einer Makrospore eine Makrosporenmutterzelle ist, wie bei *Euphorbia procera* (MODILEWSKI, Zur Embryobildung von Euph. proc., Ber. D. Bot. Ges., XXVII, 1909, p. 21), oder wie bei gewissen (vielleicht bei allen) *Penaeaceen* (E. L. STEPHENS, The Embryo-sac and Embryo of certain Penaeaceae, Ann. of Bot., XXIII, 1909, p. 363).

Zunächst tritt in dem Kern eines solchen Embryosackes (a) eine Reduktionsteilung ein, welche 4 Kerne liefert, die sich tetradenartig



anordnen (b); dann teilt sich ein jeder von ihnen zunächst einmal, so daß 8 Kerne gebildet werden (c), und dann noch einmal, so daß es

deren 16 im Embryosack gibt (d). Von jeder dieser 4 Vierergruppen umgeben sich je 3 Kerne mit Plasma und Wand und bilden einen



Eiapparat (1 Eizelle + 2 Synergiden), während in jeder Gruppe der Polkern nackt bleibt und sich nach dem Zentrum des Embryosackes begibt. Der Hauptunterschied vom gewöhnlichen Typus ist also der, daß hier keine Antipoden gebildet werden; das kann aber auch in gewissen Fällen vorkommen, wenn die Makrospore zum Embryosack wird. Mancherlei Abänderungen der hier beschriebenen Typen kommen vor; für unsere Zwecke genügt zunächst der oben beschriebene „normale“ Fall, wo die Makrospore zum Embryosack wird und bei der Keimung einen Eiapparat, 2 Polkerne und 3 Antipoden bildet und so die Befruchtung erwartet.

Die Befruchtung.

Das Pollenkorn muß, wie wir sahen, zunächst auf die Narbe gelangen. Durch das Gewebe des Griffels hindurch, eventuell auch durch den Griffelkanal, der dann von einem die Ernährung des Pollenschlauches übernehmenden Gewebe ausgekleidet ist, wächst dann der Schlauch des gekeimten Pollenkornes bis zum Fruchtknoten hinunter. Der gewöhn-

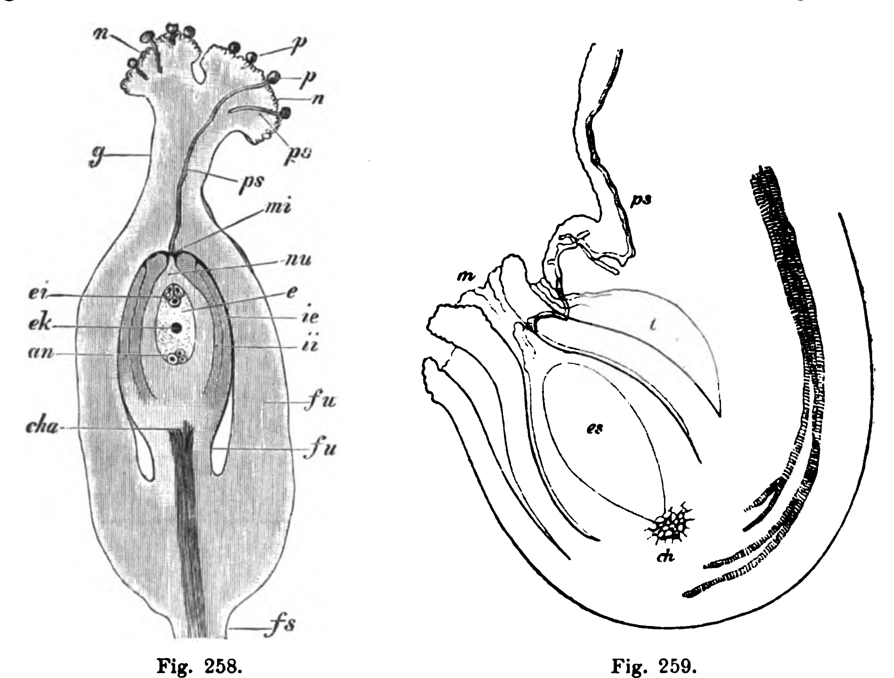


Fig. 258. Fig. 259.

Fig. 258. Porogamie bei Polygonum convolvulus, nach KARSTEN. fs stielartige Basis des Fruchtknotens, fu Funiculus, fw Fruchtknotenwand, cha Chalaza, nu Nucellus, mi Mikropyle, ii inneres, ie äußeres Integument, e Embryosack mit dem Eiapparat (ei), den Antipoden (an) und dem Endospermkern (ek), g Griffel, n Narbe, p Pollenkörner, ps Pollenschläuche.

Fig. 259. Aporogamie bei Ulmus pedunculata, nach NAWASCHIN. m Mikropyle, es Embryosack, ch Chalaza, t taschenförmige Höhlung zwischen den beiden Integumenten, ps ein quer durch die Integumente hindurchwachsender Pollenschlauch.

lichste Fall ist nun der, daß er das Gewebe verläßt und durch die Fruchtknotenhöhlung hindurch gerade auf die Mikropyle hinzuwächst (Fig. 258). Eine solche Befruchtung heißt Porogamie. In anderen Fällen hat der Pollenschlauch nicht das Vermögen, durch einen Luftraum hindurchzuwachsen und muß den Embryosack durch Gewebe hindurch erreichen. Da er in diesem Falle nicht durch die Mikropyle, den Porus des Ovulums, eintritt, spricht man dann von Aporogamie. Dabei kann er quer durch das Integument hindurchwachsen, z. B. bei *Ulmus* (Fig. 259), oder aber durch die Chalaza eintreten, z. B. bei *Juglans*; in letzterem Falle redet man von Chalazogamie (Fig. 260).

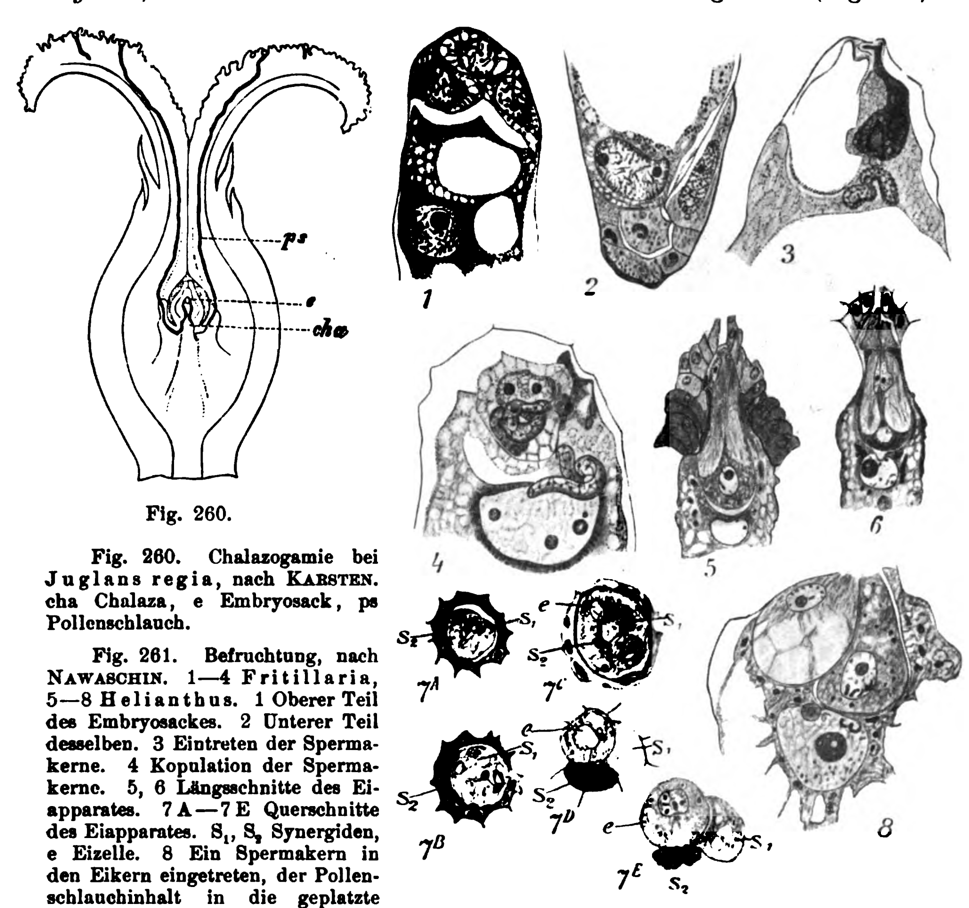


Fig. 260.

Fig. 260. Chalazogamie bei Juglans regia, nach KARSTEN. cha Chalaza, e Embryosack, ps Pollenschlauch.

Fig. 261. Befruchtung, nach NAWASCHIN. 1—4 Fritillaria, 5—8 Helianthus. 1 Oberer Teil des Embryosackes. 2 Unterer Teil desselben. 3 Eintreten der Spermakerne. 4 Kopulation der Spermakerne. 5, 6 Längsschnitte des Eiapparates. 7 A—7 E Querschnitte des Eiapparates. S_1, S_2 Synergiden, e Eizelle. 8 Ein Spermakern in den Eikern eingetreten, der Pollenschlauchinhalt in die geplatzte Energide entlassen.

Fig. 261.

Auf jeden Fall erreicht er schließlich den Eiapparat und kann nun, wie NAWASCHIN vor kurzem nachwies, wenigstens auf zwei verschiedene Weisen seinen Inhalt in den Embryosack entlassen. Bei *Fritillaria* tritt der Inhalt unterhalb des Eiapparates, d. h. also zwischen dem Eiapparate und der die Polkerne enthaltenden Energide in den Embryosack ein, bei *Helianthus* wird der Inhalt in eine der vorher geplatzten Synergiden entlassen. Den wichtigsten Inhaltsbestandteil des Pollenschlauches bilden selbstverständlich die beiden Spermakerne; diese sind

in vielen Fällen spiralig gewunden und können sehr spermatozoenartig aussehen. In den meisten Fällen sind diese Spermakerne schon aus der generativen Zelle herausgetreten, wenn der Pollenschlauchinhalt in den Embryosack übertritt, bei *Juglans* aber scheinen sie noch in einem Rest der generativen Zelle eingeschlossen zu sein, wenn sie hinübertreten. (Vergl. Fig. 262, 1.)

Von diesen Spermakernen verschmilzt nun später einer mit dem Eikern und bildet so den Zygotekern und einer mit den beiden Polkernen und bildet so einen großen Kern, den sogenannten primären Endospermkern. Dabei können entweder die beiden Polkerne erst zusammen verschmelzen, und es kann dann diesem Verschmelzungsprodukt der Spermakern hinzugefügt werden, oder aber der Spermakern verschmilzt zunächst mit einem der beiden Polkerne, und diesem Kopulationskern fügt sich dann nachträglich der zweite Polkern zu, oder aber sie verschmelzen alle drei gleichzeitig.

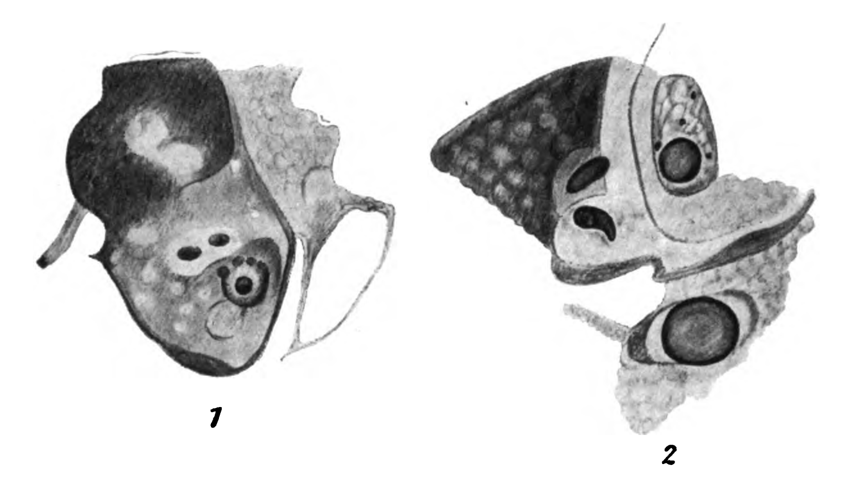


Fig. 262. Juglans regia, nach NAWASCHIN. 1 Die beiden Spermakerne noch in der generativen Zelle. 2 Die beiden Spermakerne aus der generativen Zelle ausgetreten.

Die Frage ist nun zunächst, wie gelangen die Spermakerne zu den Ei- und Polkernen?

STRASBURGER hat versucht, diese Frage an lebendem Material von *Monotropa* zu lösen und kommt zu dem Resultat, daß sie passiv von den Plasmaströmungen den für sie bestimmten Kernen zugeführt werden. NAWASCHIN aber bemerkt mit Recht, daß sich dies für den mit dem Polkern verschmelzenden Spermakern zur Not verstehen ließe, indem der Polkern in einer nackten Energide liegt, daß die Sache aber ganz unverständlich sei für den für den Eikern bestimmten Spermakern, da dieser ja durch die Wand des Eies vom Eikern getrennt ist. Durch sehr sorgfältige Beobachtungen kommt er dann auch zu dem Schluß, daß die Spermakerne aktiv beweglich sind und der eine sich in die die Polkerne enthaltende Energide, welche er Endospermanlage nennt, einbohrt, der andere durch die Wand der Eizelle hindurch in das Ei eindringt, wofür zumal gewisse Faltenbildungen, welche an diesem Spermakern zur Beobachtung kamen, sprechen.

Die Resultate der Befruchtung

sind also zunächst die aus der befruchteten Eizelle entstandene Zygote und der primäre Endospermkern, das Produkt der Verschmelzung der beiden Polkerne und des zweiten Spermakernes.

Die Bildung des Endosperms aus der primären Endospermzelle findet meistens durch freie Kernbildung und nachträgliche Membranbildung um dieselben statt; selten wird gleich die ganze primäre Endospermzelle geteilt, und ein jedes dieser Teilprodukte oder beide teilen sich weiter. Die Embryobildung sei hier nach WETTSTEIN geschildert. „(Sie) beginnt zumeist mit einer Verlängerung und Querteilung in der den Embryo liefernden Zelle. Es entsteht auf diese Weise ein Proembryo. In der Regel liefert die Endzelle desselben durch weitere

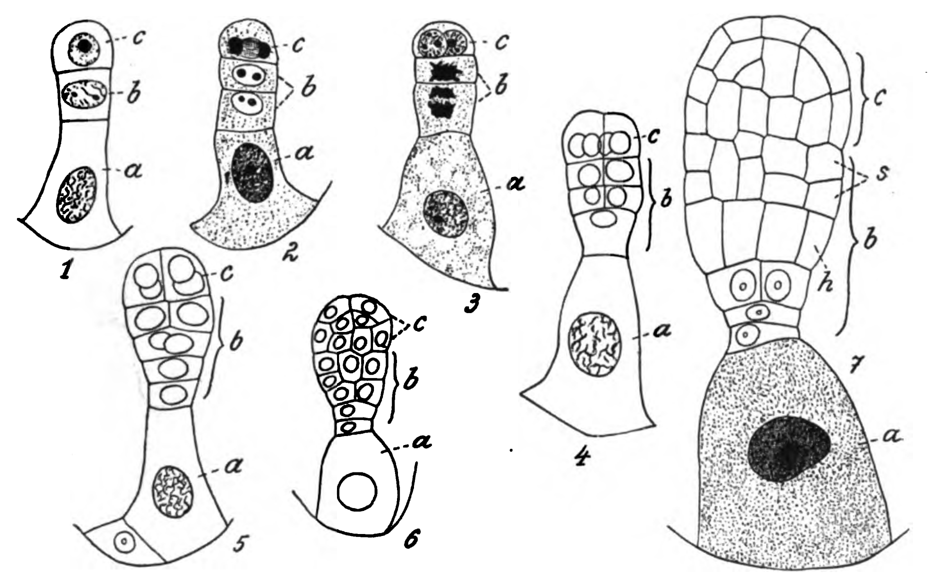


Fig. 263. Entwickelung des Embryo von Sagittaria variabilis, nach SCHAFFNER. 1—7 Aufeinanderfolgende Stadien. Die aus den 3 Zellen des Proembryo (Fig. 1) hervorgehenden Teile sind mit den entsprechenden Buchstaben bezeichnet. In Fig. 7 bedeutet h Anlage des Hypokotyls, c Anlage des Kotyledo, s Anlage des Sprosses (Stengels).

Zellteilungen den Embryo selbst, während die Basalzelle zum Suspensor oder Embryoträger wird (vergl. obenstehende Figur). Derselbe vermittelt die Ernährung des Embryo und dessen durch ätiologische Momente bedingte Versenkung in das Endosperm. Mit dieser Funktion steht es in Zusammenhang, daß der Suspensor nicht selten haustorienähnliche Beschaffenheit annimmt. Der weitere Verlauf der Embryobildung ist bei *Monokotyledonen* und *Dikotyledonen* verschieden und nicht in allen Details aufgeklärt.“ (Vergl. Fig. 263 und 264.)

„Bei ersteren liefert wenigstens in der Mehrzahl der Fälle die Endzelle der Embryoanlage den Kotyledo, während die Sproßanlage, sowie die erste Wand seitlich auftritt; bei den *Dikotyledonen* gehen Kotyledo und Sproßanlagen aus der Endzelle hervor, die Radicula aus der obersten Zelle des Suspensors. In beiden Fällen gibt es verschiedene Modifikationen.“

„Der reife Embryo besitzt in der Regel eine Anlage der Hauptwurzel (Radicula), bezw. Anlagen von Nebenwurzeln, die Anlage des über den Keimblättern zur Entwickelung kommenden Sprosses (Plumula) und Keimblätter (Kotyledonen), und zwar zwei bei den meisten *Dikotyledonen*, eines bei den meisten *Monokotyledonen*. Abweichungen: Mehr als zwei Kotyledonen bei manchen *Proteaceen*; *Dikotyledonen* mit 1 Keimblatte (entweder infolge Verkümmerung eines Keimblattes oder durch Verwachsung der beiden) sind *Corydalis cava*, *Ranunculus*, *Ficaria*, *Eranthis*, *Carum*, *Cyclamen*, *Pinguicula*-Arten etc."

„Einzelne Teile des Embryos können auf einem rudimentären Stadium stehen bleiben oder ganz fehlen (Wurzelanlagen bei *Utricularia*, Wurzelanlage und Kotyledonen bei *Cuscuta* etc.), ja mitunter erscheint der ganze

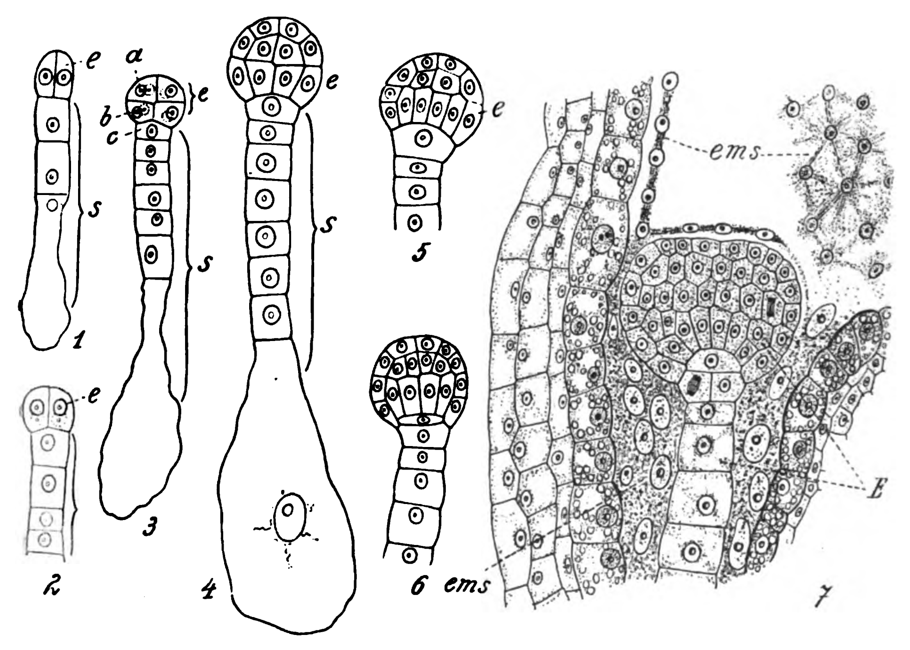


Fig. 264. Entwickelung des Embryo von Capsella bursa pastoris, nach COULTER und CHAMBERLAIN. Fig. 1—7 aufeinander folgende Stadien. In allen Figuren bedeutet: s den Embryoträger, e und E die Embryoanlage. In Fig. 3 bezeichnen a und b die Zellen, aus denen Kotyledonen und Plumula hervorgehen; c die Zelle, welche später die Radicula liefert. In Fig. 7 bedeutet ems den Inhalt des Embryosackes.

Embryo ungegliedert (*Rafflesiaceae*, *Balanophoraceae*, *Orobanchaceae*, *Orchidaceae*, *Monotropa* u. a.). Bei der Keimung solcher ungegliederter Embryonen entstehen häufig zunächst kleine knollenförmige Gebilde, an denen erst später die Anlagen zu Wurzeln und Sprossen auftreten."

Wir sehen also, daß Embryo-, sowie Endospermbildung Folge der Befruchtung sind. Beides kann aber auch ohne Befruchtung geschehen. Bildet sich dabei der Embryo aus der Eizelle, so reden wir von Parthenogenese. Die Beispiele für diesen Vorgang mehren sich bei den *Angiospermen*. So ist die Parthenogenese z. B. bekannt bei *Antennaria alpina*, *A. fallax*, *A. neodioica*, *Alchemilla* Sektion *Eualchemilla*, *Thalictrum purpurascens*, *Th. Fendleri*, *Ficus hirta*, *Wikstroemia indica*, *Taraxacum*, *Hieracium* Sektion *Archieracium* und Sektion *Pilosella*, je fast vollständig.

Aeußerlich brauchen solche Pflanzen die Parthenogenese gar nicht zu verraten, so bildet z. B. *Taraxacum* vollauf Pollen, entwickelt aber reichlich Samen, wenn man die ganze obere Hälfte des Köpfchens vor der Anthese mittels eines Rasiermessers entfernt. Jedoch nicht nur aus der Eizelle kann sich ohne Befruchtung ein Embryo bilden, auch aus anderen Zellen des Embryosackes können Embryonen entstehen, nämlich aus den Synergiden (z. B. bei *Iris*), aus den Antipoden bei *Allium*, und aus dem Endosperm bei *Balanophora*, ja sogar aus den außerhalb des Embryosackes gelegenen Nucellarzellen können sich Embryonen bilden, wie bei *Coelebogyne*. Alle diese sind Beispiele apogamer Embryobildung.

Nach der Befruchtung gehen die Synergiden und meistens auch die Antipoden bald zugrunde, letztere können sich aber unter Umständen vermehren und zu einem Haustorium werden.

Die Endprodukte der Blüten sind die Früchte und Samen, welche wir jetzt also zu besprechen haben.

Die Früchte.

Eine Frucht ist das nach der Befruchtung aus dem Fruchtknoten entstehende Gebilde, welches die Samen schützt. Die Wandung des Fruchtknotens wird dabei zur Fruchtwand, zum Perikarp, das häufig aus 3 Schichten, Epikarp, Mesokarp und Endokarp, besteht. Fruchtähnliche Gebilde durch Fleischigwerden oder sonstige Veränderungen von nicht zum Fruchtknoten gehörenden Blütenteilen, z. B. des Fruchtbodens, des Blütenstieles, des Kelches oder der Krone heißen Scheinfrüchte. Die echten Früchte teilt Engler in den Natürlichen Pflanzenfamilien in folgender Weise ein:

I. Trockenfrüchte, mit trockenem, gleichartigem, holzigem, leder- oder hautartigem Perikarp.

1) Schließfrüchte, nicht aufspringend:
   - a) Nuß oder Nüßchen. Perikarp holzig oder lederartig, dem Samen nicht anliegend: z. B. *Quercus, Carex, Ranunculus*.
   - b) Caryopsis, wie a, aber das Perikarp der Samenschale fest anliegend und angewachsen: *Gramineen*.
   - c) Achaenium, hervorgegangen aus einem unterständigen Fruchtknoten, also eine Frucht, an deren Bildung auch die Blütenachse etwas beteiligt ist (also eigentlich eine Scheinfrucht).
   - d) Samara (Flügelfrucht), ein geflügeltes Nüßchen.

2) Bruchfrüchte, mehrsamige trockene Früchte, welche entweder in einzelne einsamige Glieder zerfallen oder durch unregelmäßige Zertrümmerung ihres Perikarps die Samen austreten lassen; viele *Leguminosen*, z. B. *Gleditschia, Entada, Ceratonia*.

3) Spaltfrüchte, Schizokarpien, hervorgegangen aus einem dimeren oder polymeren Fruchtknoten, in einzelne nicht aufspringende Teile, Merikarpien, zerfallend, welche den einzelnen Fruchtblättern entsprechen: *Umbelliferen*, viele *Malvaceen*.

4) Springfrüchte. Die mit herannahender Reife vertrocknete Fruchtwandung springt auf und entläßt die Samen.
   - a) Balgfrüchte (Folliculus), aus einem Karpell entstanden, an der Bauchnaht aufspringend: viele *Ranunculaceen*.

b) Hülse (Legumen), aus einem Karpell entstanden, an der Rückennaht und Bauchnaht aufspringend: viele *Leguminosen*.
c) Schote (Siliqua) aus 2 Karpellen entstanden, zweifächerig, mit 2 von der stehenbleibenden Scheidewand sich loslösenden Klappen (die meisten *Cruciferen*).
d) Kapsel (im engeren Sinne), aus 2 oder mehr Karpellen entstanden, mit 2 oder mehr Klappen aufspringend, welche vom Scheitel her sich ganz oder nur eine Strecke weit trennen. Werden dabei die Karpelle voneinander getrennt, so heißt die Art des Aufspringens wandspaltig (septicid), wird dagegen jedes Karpell in seiner Mitte gespalten, so heißt das Aufspringen fachspaltig (loculicid); wenn dagegen die Scheidewände in der Mitte vereinigt bleiben, und die Klappen sich von beiden Scheidewänden loslösen, so sind sie septifrag.
e) Pyxidium. Eine Springfrucht, bei welcher die obere Klappe der Fruchtwand wie ein Deckel abfällt (*Plantago*, *Anagallis*, *Hyoscyamus*).
f) Porenkapsel. Eine Springfrucht, bei welcher die Samen durch kleine, an bestimmten Stellen auftretende Löcher entlassen werden (*Papaver*).

II. Steinfrüchte (Drupae). Perikarp mit fleischiger Außenschicht, (Epikarp und Mesokarp), und steinhartem oder holzigem Endokarp (Steinkern, Putamen), nicht aufspringend. Je nachdem die Frucht aus 1, 2 oder mehr Karpellen gebildet ist, enthält sie 1, 2 oder mehrere Steinkerne, auch kann an Stelle von 2 oder mehreren Steinkernen ein zwei- oder mehrfächeriger vorhanden sein. Einfache Steinfrüchte: Pflaume, Mandel, Kirsche. Mehrfächerige oder mit mehreren Steinkernen versehene: *Mespilus*. Uebrigens kommen auch bisweilen Steinfrüchte vor, bei denen schließlich die äußere Schicht des Perikarps aufspringt, wie überhaupt zwischen allen diesen Fruchtformen scharfe Grenzen nicht vorhanden sind.

III. Beerenfrüchte (Baccae). Perikarp fleischig, nicht aufspringend. Abgesehen von den auch im Volksmunde als Beeren bezeichneten Früchten gehören hierher auch die Orangen. Auch die Kürbisse und der Apfel werden ziemlich allgemein zu den Beerenfrüchten gerechnet, wiewohl auch bei ihnen die hohle Blütenachse an der Fruchtbildung mitbeteiligt ist.

Samen.

Der Same ist das Gebilde, welches sich aus dem befruchteten Ovulum entwickelt. Die Samen besitzen meistens eine Samenhaut (Spermodermis), welche öfters in eine Außenschicht (Testa) und eine Innenschicht (Tegmen) differenziert ist. Oefters ist die Samenhaut geflügelt (*Linaria*, *Zanonia*), lang behaart (*Grossypium*, *Vinca*, *Salix*), warzig (*Euphorbia*). Eine große Warze am Rande der Mikropyle heißt Caruncula, während Warzen an anderer Stelle Strophiola heißen. Umhüllungen am Chalazaende der Samenhaut heißen Arilli (*Passiflora*, *Bixa*, *Taxus*), an der Mikropyle Arilloidien (*Evonymus*, *Celastrus*, *Clusia*). Bei vielen Samen, wie beim *Cocos*, deutet eine scharf begrenzte Stelle die Lage des Embryos an, diese Stelle heißt die Papilla embryotega. Das Tegmen, die innere Samenhaut (hat nichts zu tun mit

dem inneren Integument des Ovulums) ist oft schwer zu unterscheiden; deutlich ist es bei *Juglans, Cucurbita, Vitis.*

Gewisse Samen haben keine Samenhaut, bei ihnen liegt das Endosperm nackt zutage, z. B. bei *Melampyrum arvense* und bei den *Santalaceen.*

Das Innere des Samens (oft Nucellus genannt), was jedoch nichts mit dem Nucellus des Ovulums zu tun hat, kann nur aus dem Embryo bestehen (Semina exalbuminosa) oder aus dem Embryo + dem Endosperm (Semina albuminosa). Ein außerhalb des Embryosackes gebildetes Nährgewebe heißt Perisperm.

Liegt der Embryo neben dem Endosperm, so ist er lateral, liegt er im Innern, so heißt er zentral, umgibt er das Endosperm, so heißt er peripher (viele Palmen). Ein durch Falten der Samenhaut zerklüftetes Endosperm heißt ruminiert.

Der Embryo kann gerade (rectum) sein, oder gekrümmt (curvatum, arcuatum) oder aufgerollt (contortum). Im letzteren Falle kann er ringförmig (annulare), halbringförmig (hemicyclicum), uhrfederförmig (circinnatum), schraubenförmig (spirale) sein. Auch kann er zusammengefaltet (conduplicatum) sein.

Der Embryo ist homotrop, wenn seine Wurzel, antitrop, wenn seine Kotyledonen, amphitrop, wenn infolge der Krümmung des ganzen Samens sowohl seine Wurzel wie seine Kotyledonen nach dem Nabel (hilus) gerichtet sind.

Ein homotroper Embryo kann gerade (orthotrop) sein oder campylotrop. Ersteren Fall trifft man bei anatropen, den zweiten bei campylotropen Samen an. Einen antitropen Embryo finden wir bei orthotropen, einen amphitropen bei vielen campylotropen Samen.

Sechzehnte Vorlesung.

Nachdem wir nun den Bau der Blüten bei den *Phanerogamen* kennen gelernt haben, drängen sich uns verschiedene Fragen auf, in allererster Linie folgende:

Was ist eine Blüte?

Bis vor kurzem war man wohl allgemein der Meinung, daß eine Blüte eine Blätter und Sporophylle tragende Achse, also ein Strobilus sei. Jedoch wußte man, daß sehr blütenähnliche Organe, wie die von Laien als Blüten bezeichneten Gebilde von *Euphorbia*, keine Blüten, sondern stark reduzierte Infloreszenzen sind, daß also, sowie bei manchen *Coniferen*, auch bei den *Angiospermen* Infloreszenzen Blüten vortäuschen können.

Es lassen sich also a priori zwei Meinungen über die Natur der *Angiospermen*-Blüten verteidigen:

1) die landläufige, sie sei ein Strobilus,
2) die neue, sie sei eine reduzierte Infloreszenz.

Betrachtet man die Blüte als einen Strobilus, so ließe sie sich leicht aus dem Strobilus einer *Conifere* hervorgegangen denken, außer daß diese Ableitung auf Schwierigkeiten stieße, weil die *Coniferen*-Strobili normaliter (Ausnahmen lernten wir z. B. bei *Juniperus* kennen) unisexuell sind, während hingegen die große Mehrzahl der *Angiospermen*-Blüten hermaphrodit sind.

Zwar hat diese Einwendung, welche gegen die Strobilusnatur der *Angiospermen*-Blüte gemacht worden ist, viel von ihrer Berechtigung verloren, wenn wir, wie wir in vorigem Bande taten, annehmen, daß die *Bennettites*-Blüte ein Strobilus ist, und wenn wir also die *Phanerogamen*-Blüte, wenn nicht von *Coniferen*, so doch von einer frühen *Gymnosperme* herleiten können, aber vor kurzem ist, zumal von Lignier, die Auffassung vertreten worden, daß die *Bennettites*-Blüte kein Strobilus, sondern auch eine Infloreszenz sei.

Das ist nun die Meinung, welcher v. Wettstein hinsichtlich der *Angiospermen*-Blüte huldigt, d. h. er meint, es seien die *Angiospermen*blüten samt und sonders Infloreszenzen. Sehen wir einmal, aus welchen Gründen er dies befürwortet und wie er sich die Ableitung der *Angiospermen*-Blüte aus Infloreszenzen denkt.

v. Wettstein betrachtet die *Monochlamydeen [Verticillatae (Casuarinaceae), Fagales, Myricales, Juglandales, Salicales, Urticales, Proteales, Santalales, Polygonales, Piperales, Hamamelidales, Tricoccen, Centrospermae]*

als die primitivsten jetzt lebenden *Angiospermen* und will sie von *Gymnospermen* herleiten. Die Schwierigkeiten, welchen man bei einem solchen Versuche begegnet, faßt er in folgender Weise zusammen:

1) Alle Blüten der *Gymnospermen* sind eingeschlechtig, ohne daß irgend etwas für eine ehemalige Zwittrigkeit spräche — die Blüten der meisten *Angiospermen* sind zwittrig.

2) Bei *Gymnospermen* kommen wohl aus Blättern gebildete Perianthien vor — die typische *Angiospermen*-Blüte besitzt aber ein doppeltes Perianthium (Kelch und Corolle), dessen Wirtel ganz wesentlich verschieden sind.

3) Die Stellung der Blütenorgane stimmt bei den *Gymnospermen* im wesentlichen mit der der vegetativen Blätter überein — bei den meisten *Angiospermen* tritt die zyklische Anordnung der Blütenteile oder wenigstens eine von der Stellung der vegetativen Blätter abweichende Anordnung derselben typisch hervor.

4) Die Staubblätter der *Gymnospermen* zeigen alle Uebergänge vom Sporophyll mit zahlreichen Pollensäcken auf der Unterseite bis zum Staubblatte mit zwei Pollensäcken — die Staubblätter der *Angiospermen* besitzen typisch vier Pollensäcke, welche unmöglich auf Bildungen der Blattunterseite zurückgeführt werden können.

Wettstein meint nun, daß diese Schwierigkeiten am besten gehoben werden durch Stellung der *Monochlamydeen* an den Anfang der *Angiospermen*-Reihe und ihren Anschluß an die *Gymnospermen*.

Bei den *Monochlamydeen* bleibt die Eingeschlechtigkeit der Blüten, welche für alle *Gymnospermen* charakteristisch ist, zunächst erhalten.

Die männlichen Blüten lassen sich nun nach Wettstein in folgender Weise entstanden denken:

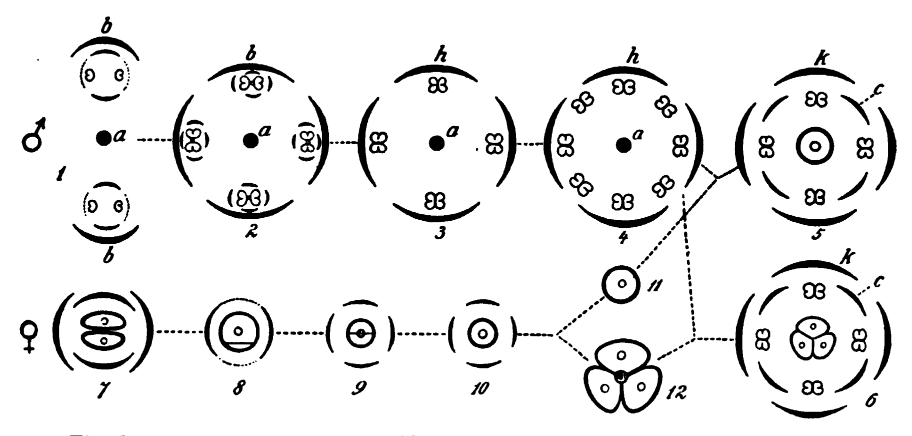


Fig. 265, 1—5 zeigt den Entwicklungsgang der männlichen Blüte. Fig. 1 ist eine Infloreszenz von Ephedra; Fig. 2 eine solche von Casuarina; Fig. 3 ein bei den Monochlamydeen häufig vorkommender Blütentypus, mit einfach hochblattartigem Perianth, und diesem superponierten vierfächerigen Staubblättern. 7—9 zeigt den Entwickelungsgang der weiblichen Blüte.

Wettstein meint also, daß die Blüte der *Angiospermen* aus einer Infloreszenz entstanden sei, ein Pseudanthium darstelle.

Die Blütenhülle (h in Fig. 265, 3) ist also einem Brakteenkreis (b Fig. 265, 2) homolog. Die Staubblätter sind reduzierte achselständige Blüten, daher ihre Stellung gegenüber den Blättern der Blütenhülle.

Die vierfächerigen Staubfäden, welche schon bei *Casuarina* auftreten, sind nach Wettstein ein Verwachsungsprodukt zweier Staubblätter, wie solche bei *Ephedra* vorkommen [1]).

Die erste Phase, welche eine *Gymnospermen*-Infloreszenz in ihrer Entwicklung zu einer *Angiospermen*-Blüte durchläuft, würde demnach sein: Verwachsung zweier Staubblätter zu einem, Verlust des Blütenperianths und daher Reduktion der männlichen Blüte auf ein Stamen und Umbildung des Brakteenkreises zu einer Blütenhülle. Die *Angiospermen*-Blüte wäre demnach eine stark reduzierte Infloreszenz.

Die zweite Phase wäre charakterisiert durch eine Vermehrung der Zahl der Staubblätter (Fig. 265, 4), infolgedessen finden nicht alle Staubblätter gegenüber den Gliedern der Blütenhülle Platz, und es muß ein Teil von ihnen mit diesen alternieren.

Die dritte Phase bestände in der Sterilisierung eines Teiles der Staubblätter und ihrer Umbildung zu einer Corolla.

Wettstein sagt dann weiter: „Bevor ich zu einer Besprechung der Entwicklung der weiblichen Blüte und des Zustandekommens der zwittrigen Blüte übergehe, möchte ich es versuchen, die drei Stadien in der Entwicklung der männlichen Blüte ökologisch verständlich zu machen."

„Sämtliche *Gymnospermen* sind windblütig, die Mehrzahl der *Angiospermen* ist insektenblütig. Es liegt nahe, die Umwandlung der *Gymnospermen*-Blüte in die *Angiospermen*-Blüte mit dieser Neuanpassung in einen Zusammenhang zu bringen. Ich glaube, daß dies möglich ist. Stadium I ist gleichbedeutend mit einem Reduktionsprozesse der männlichen Blüten, dieses ist die direkte Fortsetzung des Reduktionsprozesses, den die *Gymnospermen* aufweisen. Die Pflanze ist noch anemophil, die trotzdem eintretende Reduktion der männlichen Blüten, d. h. die Verkleinerung der Pollenmenge, hängt wohl mit der Erhöhung der Wahrscheinlichkeit der Befruchtung zusammen, welche eine Folge der Ausbildung von Narben als Auffangsorganen für den Pollen ist. Die Wahrscheinlichkeit der Befruchtung ist bei den einfacheren *Gymnospermen* viel geringer; die größere Zahl der Staubblätter und Pollensäcke ist hier eine Notwendigkeit; je größer die Wahrscheinlichkeit der Befruchtung durch die Ausbildung einer entsprechenden Narbe wird, desto mehr ist eine Vereinfachung der Blüte auf Kosten der Pollenmenge möglich. Auch die bei den *Monochlamydeen* noch so häufige Vereinigung der Blüten zu vielblütigen Infloreszenzen trägt zur Möglichkeit der Vereinfachung der Einzelblüte bei."

„Im Stadium II erfolgt wieder eine Vermehrung der pollenbildenden Organe. Dies kann zum Teile durch eine Verringerung der Zahl der Blüten erklärt werden, in noch viel höherem Grade aber wohl durch das Eintreten der ersten Pollenübertragung durch Insekten. Die erste Veranlassung zum Besuche der Blüten durch Insekten bildete wohl das Einsammeln von Pollen durch die Tiere. Dies mußte aber das Vorkommen solcher Blüten fördern, welche imstande waren, mehr Pollen hervorzubringen, so daß ein Teil davon den Tieren geopfert werden konnte, ohne die Wahrscheinlichkeit der Bestäubung damit herabzusetzen."

1) Da ließen sich durch eine systematische Untersuchung der Struktur des Filamentes in verschiedenen Familien vielleicht Beweise pro oder contra finden. Falls in der Tat das Filament ein Doppelbildung ist, sollte es hier oder dort in seinem Gefäßbündelsystem seinen Ursprung verraten. Ephedra hat übrigens nicht bei allen Arten bilokuläre Staubblätter, tri- und quadrilokuläre kommen auch vor.



„Der Besuch durch Insekten bedeutet aber das Eintreten eines wichtigen Selektionsfaktors, welcher die Weiterentwicklung solcher Blüten begünstigte, in denen ein Teil der Staubblätter fertil blieb, während ein anderer Teil zu Anlockungsmitteln für Insekten (Nektarien oder bunte Petalen) wurde. Damit war aber das dritte Stadium in der Entwicklung der *Angiospermen*-Blüte erreicht."

„Diese ökologische Erklärung der angenommenen Bildungsvorgänge macht es ganz verständlich, daß zugleich mit dem Uebergange von Stadium II in das Stadium III der männlichen Blüte ein Zwittrigwerden der Blüte eintreten mußte. Ein Insektenbesuch war für die Pflanze nur wertvoll, wenn die Tiere nicht nur mit den Staubblättern, sondern auch mit den Narben in Berührung kamen. Da den weiblichen Blüten die primären Anlockungsmittel (Pollen und aus den Staubblättern hervorgegangene Petalen) fehlten, so mußten jene Fälle durch Selektion außerordentlich gefördert werden, in denen zufällig eine Vereinigung der männlichen und weiblichen Organe, also eine zwitterige Blüte zustande kam; der Eintritt der Pollenverbreitung durch Insekten hatte somit das Zwittrigwerden der Blüte zur notwendigen Folge."

„Der angenommene Entwicklungsgang macht aber nicht bloß das Zwittrigwerden der Blüte verständlich, sondern er stützt sich auch wieder auf Vorgänge, die dasselbe morphologisch möglich erscheinen lassen. Die Fig. 265, 7—11 zeigt die Umwandlung einer sehr vereinfachten weiblichen Infloreszenz oder einer weiblichen Blüte einer hochstehenden *Gymnosperme* in die weibliche Einzelblüte der einfachsten *Angiospermen*. Gerade so wie bei den männlichen Blüten die Vereinigung von zwei Staubblättern zu einem Staubgefäße erfolgte, so ging bei den weiblichen Blüten die Vereinigung von zwei getrennten Fruchtblättern zu einem Fruchtknoten vor sich, welcher anfangs (Fig. 265, 8—10) noch von einer Hochblatthülle umgeben war, die später zumeist ganz rückgebildet wurde. Wäre die männliche Blüte der *Monochlamydeen* entwicklungsgeschichtlich eine Einzelblüte, so wäre das Hineinverlegen der weiblichen Blüte in dieselbe (und darin besteht das Entstehen einer Zwitterblüte) morphologisch schwer zu verstehen; da aber, wie wir gesehen haben, die männliche Blüte von einer Infloreszenz abgeleitet werden kann, ist der Vorgang der Hineinverlegung einer vereinfachten weiblichen Blüte in das Zentrum derselben morphologisch verständlich."

Grund für WETTSTEINS Annahme, die Blüte der *Angiospermen* sei eine Infloreszenz, ist also seine Ueberzeugung, daß die ursprünglichen *Angiospermen* getrenntgeschlechtliche Blüten gehabt haben, weil bei den *Gymnospermen*, von denen sie abgeleitet werden müssen, keine hermaphroditen Blüten vorkommen. Dazu kommt seine Auffassung, die *Monochlamydeen* seien primitiv und unter ihnen ständen die anemophilen am niedrigsten.

Letztere Meinung ist gewiß weit verbreitet, ist sie aber zwingend? Zwar gibt es unter den *Monochlamydeen* sehr einfache Blüten, und man ist a priori geneigt, die einfachsten Strukturen als die primitivsten zu betrachten, aber wir haben schon so oft gesehen, daß Einfachheit, statt primitiv zu sein, sekundär durch Reduktion entstehen kann, um nicht in dieser Hinsicht sehr vorsichtig zu sein.

Auch die Schlußfolgerung, daß Anemophilie bei den *Angiospermen* primitiv, Insektenbestäubung später erworben sei, ist, trotzdem zweifellos die *Gymnospermen* anemophil sind, nicht zwingend, a priori kann man sich auch vorstellen, daß früher entomophile Blüten anemophil geworden

sind, und CHARLES ROBERTSON bricht dann auch in seinem Aufsatze: The structure of the flowers and the mode of Pollination of the primitive Angiosperms, Bot. Gaz., Vol. 37, 1904, p. 294—298 eine Lanze für die Meinung, die anemophilen Blüten seien metamorphosierte entomophile, deren anscheinend einfache Struktur reduziert, nicht primitiv sei.

Es mag hier einiges aus diesem Artikel mitgeteilt werden. Er weist darauf hin, daß die charakteristisch anemophile Blüte ein einfächeriges Ovar besitzt, mit nur einem Ovulum, welches zu einer einsamigen nicht aufspringenden Frucht reift.

Hingegen hat die typische entomophile Blüte ein Ovarium mit mehreren Ovulis, welches zu einer mehrsamigen aufspringenden Frucht reift.

Dieser Unterschied läßt sich leicht deuten.

Sogar mit einem großen federartigen Stigma haben die Windblütler Arbeit genug, um genügend Pollen für einen Samen zu erhaschen, hingegen können die Insektenblütler sogar mit einem kleinen Stigma leicht genügend Pollen für mehrere Ovula erhalten.

Am klarsten finden wir den Verband zwischen Vielsamigkeit und Insektenbestäubung bei den *Orchideen*, bei welchen die riesige Menge der Ovula korrelativ verbunden ist mit der Aggregation der Pollenkörner in Klumpen.

Es gibt aber Bedingungen, unter denen Insektenblütler einsamig wurden, und von solchen abgeleitete Windblütler können daher und müssen nicht von alters her einsamig sein.

Im allgemeinen kann man aber sagen, daß Vielsamigkeit ein entomophiler Charakter ist.

Synkarpie kann demnach auch als entomophiler Charakter aufgefaßt werden, indem die Vereinigung apokarper Früchte Polyspermie erzeugt. Schwer läßt sich einsehen, unter welchen Bedingungen eine anemophile Pflanze synkarp werden würde. So kann man sagen, daß polysperme synkarpe Pflanzen, auch wenn sie jetzt anemophil sind, ursprünglich entomophil gewesen sein mögen.

Es lassen sich nun nach ROBERTSON 3 Arten von anemophilen Pflanzen unterscheiden:

a) nahe mit entomophilen Verwandte und offenbar rezenten Ursprunges,
b) Pflanzen, deren Abstammung von entomophilen nicht so deutlich ist, welche aber aufspringende polysperme Früchte oder einsamige, aber aufspringende Früchte oder einsamige nicht aufspringende Früchte haben, die aus mehrsamigen Früchten durch Reduktion entstanden sind,
c) solche, welche in großen Gruppen, denen Entomophilie ganz abgeht, vorkommen und die nicht aufspringende einsamige Früchte haben, entstanden aus einzelligen, uniovulaten Ovarien.

Die große Menge der Pflanzen, welche der ersten Kategorie angehören, zeigt, daß Windblütler unabhängig voneinander aus Insektenblütlern hervorgegangen sind. Es zeigt sich, daß die Veränderung leicht eintritt. Die jüngsten Fälle sind Genera, welche entomophilen Gruppen angehören, aber anemophile Spezies enthalten, wie *Thalictrum, Fraxinus, Poterium, Acer*; auch *Salix*, falls WARMING die grönländischen Arten von *Salix* mit Recht für Windblütler hält. Weniger rezent sind *Ambrosia* unter den *Helianthoideae, Ricinus* unter den *Euphorbiaceen, Rumex* unter den *Polygoneen, Platanus* unter den *Rosales, Amaranthaceae* unter den

Centrospermales, Plantaginaceae unter den *Sympetales, Juncaceae* unter den *Liliales.*

Hingegen hat keine einzige der anemophilen Gruppen Formen produziert, welche man als vor kurzem entwickelte Entomophilen betrachten könnte.

Die *Plantaginaceae* sind die einzige anemophile Familie der *Sympetalen* und offenbar rezenten Ursprungs. Das Stigma ist einfach, aber zweifellos modifiziert aus einem zusammengesetzten. Die Samenzahl variiert sehr; gewisse Blüten sind aber Selbstbefrüchtler und andere vielleicht mehr oder weniger entomophil.

Populus hat 2—4 Stigmata, eine synkarpe Frucht mit 2—4 Klappen, 2—4 parietale Placentae und viele haartragende Samen. Daraus schließt ROBERTSON, daß *Populus* von rezentem entomophilen Ursprung ist. So scheint es denn auch R. eigentümlich, daß MÜLLER *Populus* für ursprünglich anemophil und *Salix* für eine vor kurzem entomophil gewordene, demselben Stocke entsprungene Gattung hält. R. will hingegen die Verwandten der *Salices* suchen bei entomophilen polyspermen Formen mit ähnlichen Früchten und Samen und stellt sie deswegen hinter den *Tamaricaceae* unter die *Caryophyllalen,* indem er sie als durch Reduktion hervorgegangen betrachtet.

Die *Betulaceae, Fagaceae, Juglandaceae, Ulmaceae* sind alle von entomophilen Gruppen herzuleiten.

Die *Juncaceae* stehen schon in der entomophilen Gruppe der *Liliales.* Einige Arten sind entomophil, andere autogam oder kleistogam. Die Anemophilen sind polysperm, also vor kurzem aus Entomophilen entstanden. Die Frucht ist offenbar trikarpellär. *Typhaceae* werden als anemophile Abkömmlinge von entomophilen *Araceen* betrachtet. Auf frühere Entomophilie weisen hin: das zweizellige biovulate, bistigmatifere Ovar von *Sparganium,* die, wenn auch einsamige, doch aufspringende Frucht von *Typha* und zumal die Aggregation der Pollenkörner in Tetraden bei diesem Genus. Das Persistieren der Pollentetraden genügt schon, um Verdacht zu erwecken, daß eine anemophile Form entomophilen entstammt ist. Solche zusammengesetzten Pollenkörner kommen vor bei *Anonaceen, Magnoliaceen, Empetraceen, Ericaceen, Vacciniaceen, Epacridaceen, Pyrolaceen, Onagraceen, Amaryllidaceen* und *Juncaceen,* sämtlich, mit Ausnahme der letzteren, entomophil.

In den *Glumales* liegt eine große Gruppe anemophiler Pflanzen mit einsamigen Ovarien und Früchten vor. Der Umstand jedoch, daß die Blüten in hochspezialisierten Infloreszenzen stehen, bringt Verfasser dazu, anzunehmen, daß sie durch Degradierung entstanden sind. Das Pistill hat 2—3 Stigmata, woraus R. schließt, daß die Frucht synkarp und aus einem polyspermen Stock entstanden ist.

So nimmt denn Verf. an, daß die primitiven *Angiospermen* ursprünglich entomophil waren, indem nur diese Annahme seiner Meinung nach erklären kann, weshalb das Einschließen mehrerer Ovula in einem Ovar nützlich war, und sie also überleben konnten. Für anemophile Pflanzen wäre das Einschließen vieler Ovula in einem Ovar entschieden schädlich, da es, statt die Bestäubung zu erleichtern, diese im Gegenteil erschweren würde.

Wie wir sehen, ist es also keineswegs zwingend, anzunehmen, daß die primitiven *Angiospermen* anemophil gewesen sind und einfache, denen der *Monochlamydeen* ähnliche, eingeschlechtliche Blüten hatten.

Damit wird also die Annahme WETTSTEINS, die *Monochlamydeen*[1]) seien an den Anfang des Systemes der *Angiospermen* zu stellen, nicht eine zwingende Schlußfolgerung, sondern bloß eine, allerdings sehr schätzenswerte Privatmeinung eines der besten lebenden Phylogenetiker.

Unter diesen Umständen ist es erlaubt nachzusehen, ob man vielleicht an anderer Stelle einen besseren Anschluß für die *Angiospermen* finden kann. In der Tat gibt es Autoren, welche, den Anschluß

Coniferae
↓
Monochlamydeae
↓
übrige Angiospermen

für verfehlt haltend, eine ganz andere *Angiospermen*-Gruppe an den Anfang der *Angiospermen* stellen, nämlich die der *Polycarpicae,* d. h. eine Gruppe mit *Magnolia*-ähnlichen Pflanzen, also mit einem sehr viel höher entwickelten Blütentypus als der der niedrigen *Monochlamydeen* ist. Ihrer Auffassung nach sind die *Monochlamydeen* nicht primitiv, sondern stark reduzierte Formen.

Sehen wir einmal, welche Gründe diese Autoren für ihre Meinung beibringen. Wir können die Prinzipien, welche diese Autoren dazu führten den Anschluß an ganz anderer Stelle, nämlich unter den *Polycarpicae* zu suchen, am besten aus SENNS Aufsatz: Die Grundlagen des HALLIERschen Angiospermen-Systems, entnehmen. Nach HALLIER (etwas von SENN modifiziert) soll man denn folgende Ansprüche an eine phylogenetisch alte *Angiospermen*-Gruppe stellen:

1) Tierbestäubung (Wind- und Selbstbestäubung sekundär),
2) Relative Länge der Blütenachse,
3) Große Zahl der Blütenglieder,
4) Schraubige (azyklische) Anordnung der Blütenglieder,
5) Perianthblätter und Sporophylle frei, nicht verwachsen (inkl. Apokarpie),
6) Allmählicher Uebergang von Hoch- in Perianthblätter,
7) Perianth nicht in Kelch und Krone differenziert (azyklisch),
8) Allmählicher Uebergang von Kelchblättern in Kronenblätter,
9) Aktinomorphie der Blüte,
10) Staubblätter blattartig, Pollensäcke von der Staubblattspitze überragt,
11) Fehlen eines Griffels,
12) Bei Verwachsung zahlreicher Fruchtblätter Bildung ebenso zahlreicher Griffel,
13) Große Zahl von Samenanlagen resp. Samen,
14) Große, einfache, fleischige Samen ohne Fallschirme oder Hakenbildungen,
15) Kleiner, in reichliches Nährgewebe eingebetteter Embryo,
16) Zweizahl der Kotyledonen,
17) Ganzrandigkeit der Blätter,
18) Baumartiger Wuchs, mit wenigen dicken Zweigen,
19) Reichtum an Wasserformen in einer Familie,
20) Fehlen echter Gefäße bei nicht-parasitären Pflanzen.

1) PEARSON befürwortet in seiner Welwitschia-Arbeit die primitive Stellung von Polygonum, da aber auch diese den Monochlamydeen angehört, genügt wohl dieser Hinweis.

Stellt man diese Anforderungen, so kommt man unzweifelhaft zu den *Polycarpicae* als den primitivsten *Angiospermen*. Ist es aber zwingend, diese Anforderungen zu stellen? Keineswegs, wir sahen schon, daß WETTSTEIN zu ganz anderen Resultaten gelangt. Eigentlich sind die hier genannten Anforderungen nichts anderes als eine Uebersetzung ins Phylogenetische aus der vorgefaßten Meinung, die *Angiospermen*-Blüte habe sich aus einem Strobilus von etwa der Struktur einer *Bennettiles*-Blüte entwickelt. Folgende Argumente werden von SENN für die oben an eine phylogenetisch alte *Angiospermen*-Gruppe gestellten Anforderungen gebracht:

Anforderung 1. Tierbestäubung.

Da es weder bei *Kryptogamen*, noch bei *Gymnospermen*[1]) Tierbestäubung gibt, liegt es eigentlich auf der Hand, windbestäubte *Angiospermen* als primitive zu betrachten. Offenbar aber sind, wie früher auseinandergesetzt, Windblütler wiederholt aus Insektenblütlern entstanden, und SENN betont nun, daß es demnach nicht zulässig sei, alle Windblütler in Reih und Glied zu stellen und mit ihnen das Heer der *Angiospermen* zu eröffnen. Man verfiele dann in den alten, noch vielfach vertretenen Fehler, dem HALLIER zuerst mit Recht energisch entgegengetreten ist, alle *Angiospermen* mit verwachsenblätterigen Kronen in der Reihe der *Sympetalen* zu vereinigen. Aus dem Umstande, daß viele Windblütler noch zwittrig sind, auch wohl noch Reste von Perianthblättern haben, zieht SENN den Schluß, daß sie sämtlich aus tierbestäubten Ahnen hervorgegangen sind. Zwar ließe sich, wie SENN zugibt, einwerfen, daß dennoch die tierbestäubten aus windblütigen *Angiospermen* entstanden seien, aber falls dies der Fall wäre, sollten nach ihm die Windblütler primitive Perianthe und primitive Staubgefäße haben, während sie im Gegenteil eine geringe Anzahl quirlig gestellter Perianthblätter aufweisen und die Staubblätter bei ihnen eine deutliche Differenzierung in Filament und Konnektiv zeigen. Offenbar macht aber hier SENN, um seinen Punkt I zu beweisen, einen Gebrauch der zu beweisenden Punkte IV (schraubige Anordnung der Blütenglieder) und X (Staubblätter blattartig), als wären diese letzteren schon bewiesen. Wir sahen schon, daß trotz ihrer quirligen Perianthblätter und differenzierten Staubblätter WETTSTEIN windbestäubte *Monochlamydeen* für primitiv hält. Die Anforderung I von HALLIER-SENN ist also nicht zwingend.

Die Anforderungen 2—9

sind nichts als Ausdrücke für die Auffassung, daß die Blüte als ein umgebildeter Sproß anzusehen ist. Daß diese Meinung nicht zwingend ist, geht schon aus dem Umstande hervor, daß WETTSTEIN die *Angiospermen*-Blüte für eine umgebildete Infloreszenz hält. Betrachten wir aber einige dieser Punkte etwas näher.

Anforderung 3. Große Zahl der Blütenglieder.

Die Anforderung ist lange vor HALLIER von NÄGELI gestellt, welcher die Ursprünglichkeit der vielzähligen Blüten in folgendem Satze ausgesprochen hat: „Alle phylogenetische Entwickelung geht von dem Undifferenzierten, Unbestimmten und der Zahl nach Mehrfachen aus."

Dagegen hat sich aber schon 1892 ENGLER in seiner Arbeit „Die systematische Anordnung der monokotylen Angiospermen", Abh. d. K.

1) **Welwitschia** ausgenommen (L.).

Akad. d. Wiss. zu Berlin, physik.-math. Kl., Abt. II, ausgesprochen, indem er behauptet, daß nicht Vielzähligkeit an und für sich für hohes Alter spreche, sondern die unbestimmte Zahl der Glieder und Quirle. Hingegen weise Fixierung der Zahl, nicht geringe Anzahl auf jüngeres Alter hin.

Diese beiden Meinungen meint SENN aber versöhnen zu können. Er bemerkt: „Bei dem umfassenden Wissen der beiden Gegner liegt der Gedanke nahe, daß beide Richtiges vertreten, daß aber das Richtige in der glücklichen Vereinigung der scheinbaren Gegensätze liege", und er sagt: In der Tat sind beide Ansichten einander nicht so diametral entgegengesetzt, wie dies auf den ersten Blick erscheint. NÄGELI hatte bei der Aufstellung seiner Theorie die extremen Fälle im Auge, etwa die *Nymphaea*-Blüte und die wenigzählige *Valeriana*-Blüte, während ENGLER hauptsächlich die Grenzfälle berücksichtigte, in welchen Schwankungen in der Gliederzahl vorkommen, während bei den differenzierten Formen die Zahl der Glieder und Quirle feststeht, was tatsächlich bei den weniggliedrigen Blüten der Fall ist.

Wir hätten somit zuerst große Gliederzahl mit azyklischer Anordnung, z. B. bei den *Magnoliaceen* und *Nymphaeaceen*, dann zyklische Anordnung, wobei aber die Zahl der Glieder nicht sogleich fixiert wurde, z. B. bei den *Papaveraceen*. Zuletzt wurde auch die Gliederzahl fixiert, wie z. B. bei den *Cruciferen*. Selbstverständlich darf man nicht alles unbesehen nach den Zahlen beurteilen, sondern muß die sekundäre Vielgliederigkeit, die z. B. in den Staubblattkreisen oft vorkommt, von der primären unterscheiden.

Wir können somit den Satz aufstellen, daß konstant vielzählige Blüten als absolut alt, solche mit schwankender Glieder- und Quirlzahl als relativ alt und solche mit kleiner fixierter Glieder- und Quirlzahl als jung aufzufassen sind.

Somit müssen wir alle weniggliederigen Formen als sekundär durch Reduktion entstanden auffassen. ENGLER hebt allerdings hervor, daß in vielen weniggliedrigen, sogenannten reduzierten Blüten nicht die Spur von früher vorhandenen zahlreichen Gliedern vorhanden sei. Demgegenüber macht CELAKOVSKY (Ueber den phylogenetischen Entwickelungsgang der Blüte, II, Sitzungsber. d. k. böhm. Ges. d. Naturw., No. 3, S. 137) mit Recht geltend, daß das Fehlen solcher Spuren ein phylogenetisch wertloses Argument sei und oft irreführen könne. Wenn z. B. bei den *Primulaceen* keine Gattungen mehr erhalten wären, in denen der episepale Staubblattkreis wenigstens durch Staminodien angedeutet ist, wie bei *Samolus, Naumburgia* und *Soldanella*, so würde man nach den tatsächlichen Befunden an den anderen *Primulaceen* die Störung in der Alternation der Blütenkreise auch auf keine tatsächlichen Befunde basieren, sondern nur durch Analogieschlüsse den Abortus des äußeren Staubblattkreises annehmen können. Daraus folgt, daß solche Analogieschlüsse, wenn sie durch andere Verhältnisse geboten erscheinen, vollauf berechtigt sind, so daß die Furcht, durch die Annahme von Reduktionen auf Abwege zu geraten, grundlos ist. Natürlich muß auch hier Maß gehalten und die übrige Organisation der Blüte berücksichtigt werden. —

Das ist ja alles ganz richtig, hindert aber nicht, daß, sobald man die *Angiospermen*-Blüte mit WETTSTEIN als aus einer Infloreszenz hervorgegangen betrachtet und demnach ihr Perianth als einen umgebildeten Brakteenwirtel, die Staubblätter als reduzierte Blüten und deren spätere Vermehrung annimmt, die ganze Anforderung an einen alten Typus in bezug auf Vielzähligkeit der Blütenglieder in sich zusammenfällt. Zwingend ist also auch diese Anforderung nicht.

Die Anforderungen 6, 7, 8, das Perianth betreffend,

nämlich allmählicher Uebergang von Hoch- in Perianthblätter, nicht in Kelch und Krone differenzierte Perianthe, und allmählicher Uebergang von Kelchblättern in Kronenblätter, sind ebensowenig zwingend. Erstens sind die Meinungen über den Ursprung des Perianths noch sehr geteilt. Nach CELAKOVSKY z. B. ist das ganze Perianth aus Staubblättern entstanden, nach PRANTL aus Hochblättern. Im ersteren Falle liegt also kein Grund vor, einen Uebergang von Hoch- in Perianthblätter anzunehmen, im letzteren Falle wohl. Nimmt man NÄGELIS Meinung an, daß der Kelch aus Hochblättern, die Krone aus Staubblättern hervorgegangen sei, so liegt kein Grund zu der Annahme eines allmählichen Ueberganges von Kelchblättern in Kronenblätter vor, und es wäre überdies möglich, daß ein Sporophylle tragender Sproß, welcher einen Teil seiner Sporophylle zu Kronenblättern umbildete, sofort einer Blüte den Ursprung gab, welche schon den Anfang einer Differenzierung in Kelch und Krone zeigte.

Daß Choripetalie ursprünglicher als Sympetalie und Aktinomorphie ursprünglicher als Zygomorphie ist, mag im allgemeinen zugegeben werden. Daraus folgt aber noch nicht, daß die ersten *Angiospermen* choripetal und aktinomorph gewesen sind, indem Verwachsungen von Blumenblättern und Zygomorphie schon bei deren Ahnen aufgetreten sein könnten. Auch ich halte das aber nicht für wahrscheinlich.

Für den wichtigsten Fortschritt des HALLIERschen Systems halte ich aber die sehr berechtigte Betonung, daß Sympetalie und Apetalie wiederholt entstanden und demnach Reihen wie Sympetalen und Apetalen völlig künstlich seien.

Anforderung 10, die Staubblätter blattartig,

ist nicht zwingend, indem schon die *Gnetaceae* in Filament und Antheren differenzierte Staubblätter haben, und WETTSTEIN bei seiner Phylogenie der *Angiospermen* die Stamina der letzteren aus der Verwachsung schon differenzierter *Gnetaceen*-artiger Staubblätter hervorgehen läßt.

Anforderungen 11—13, die Fruchtblätter betreffend,

seien hier wieder in den Worten SENNS behandelt. Nachdem er darauf hingewiesen hat, daß die große Zahl der Karpelle ein altes Merkmal ist (Analogie mit den *Gymnospermen*), fährt er fort:

„Nun erhebt sich aber die Frage, welche Verwachsungsart dieser Fruchtblätter zu einem geschlossenen Fruchtknoten die ältere ist, diejenige, bei welcher jedes einzelne Karpell einen geschlossenen Fruchtknoten bildet, aus dem dann die sog. Balgkapseln entstehen, oder diejenige Art, bei welcher zahlreiche Fruchtblätter zu einem einzigen Fruchtknoten verwachsen. Da die erste Bedingung zum Zustandekommen eines mehrblättrigen Fruchtknotens (z. B. bei den *Nymphaeaceen*) eine mehr oder weniger zyklische Stellung der Fruchtblätter ist, die man sich sekundär aus der azyklischen entstanden denken muß, so wird man nicht fehlgehen, wenn man das Vorhandensein zahlreicher unikarpellater Fruchtknoten als das Ursprünglichere, den Besitz eines einzigen pleiokarpellaten Fruchtknotens als das Spätere auffaßt. . . . Möglichst weitgehende Individualität der einzelnen Fruchtblätter ist also ein Zeichen primitiver Organisation, die sich auch in einem pleiokarpellaten Fruchtknoten in der Ausbildung ebensovieler Griffel (oder mindestens Narben) äußern kann als Fruchtblätter vorhanden sind. Solche Bildungen

müssen entschieden für älter gehalten werden als solche, die bei Vorhandensein zahlreicher zu einem Fruchtknoten verwachsener Karpelle eine kleinere Zahl von Griffeln (oder Narben), ja nur einen einzigen aufweisen. (HALLIER, 1901, Ueber die Verwandtschaftsverhältnisse der Tubifloren und Ebenalen etc., S. 49.)

Wenn aber die Verwachsung der Karpelle zu einem Fruchtknoten stattgefunden hat, so wird ihre Zahl auch wieder auf das relative Alter schließen lassen. Wo der Fruchtknoten von einer größeren Zahl von Karpellen gebildet wird (*Nymphaeaceen, Papaveraceen*), dürfen wir aus den früher erörterten Gründen auf relativ alte Formen schließen (HALLIER, S. 4), während nur 2—1 Fruchtblätter auf Reduktion, also jüngeres Alter hinweisen (S. 12).

Auch der Grad der Differenzierung der Fruchtblätter selber gibt uns ein Maß an die Hand für die Altersbestimmung. Die Karpelle der *Polycarpicae* (exkl. *Nymphaeaceae*) sind eigentlich nur zusammengefaltete und an den sich berührenden Rändern verwachsene Blätter, an denen man keinen Griffel unterscheiden kann. Auf derselben Stufe der Differenzierung stehen die Karpelle der pleiokarpellaten Kapseln der *Nymphaeaceae* und *Papaveraceae*, da auch hier ein Griffel fehlt und jedes einzelne Fruchtblatt seine eigene Narbe ausbildet.

Mit dem Auftreten von Griffeln entfernen sich die Sporophylle von der ursprünglichen Blattform ganz beträchtlich, so daß wir also die griffelführenden als phylogenetisch jung betrachten müssen."

Daß auch diese Anforderung nicht zwingend ist, folgt daraus, daß WETTSTEIN den primitiven *Angiospermen*-Fruchtknoten aus der Verwachsung von bloß zwei Fruchtblättern hervorgehen läßt. Vergl. WETTSTEIN, l. c. S. 206: „Geradeso, wie bei den männlichen Blüten die Vereinigung von zwei Staubblättern zu einem Staubgefäße erfolgte, so ging bei den weiblichen Blüten die Vereinigung von zwei getrennten Fruchtblättern zu einem Fruchtknoten vor sich."

Anforderung 13. Vieleiigkeit.

Vieleiigkeit der Fruchtblätter wird als primitiv betrachtet in Hinblick auf die *Cycadeen*, speziell auf *Cycas revoluta*.

Da aber sogar die Anhänger der Hypothese, nach welcher die *Angiospermen* in den *Cycadales* wurzeln, diese *Angiospermen* von einer Form wie *Bennettites* herleiten und diese letztere uniovulat ist, ist auch diese Annahme nicht zwingend.

Anforderung 14. Große Samen.

Weil die *Cycadeen* große Samen haben; selbstverständlich ebenfalls nicht zwingend, weil keineswegs feststeht, daß die *Angiospermen* von *Cycadeen* herrühren.

Anforderung 15. Kleiner, im Endosperm eingebetteter Embryo.

Ebenfalls wegen dieser Embryogestalt bei den *Cycadeen* und also ebensowenig zwingend, wie Punkt 14.

Anforderung 16. Zweizahl der Kotyledonen.

Weil Monokotylie bei den *Gymnospermen* nicht vorkommt. Gewiß eine beachtenswerte Anforderung, worüber später.

Anforderung 17. Ganzrandigkeit der Blätter.

Auf Grund der Blattgestalt der ältesten, bisher bekannt gewordenen *Angiospermen*-Flora, der *Potomac*-Flora. Nicht zwingend, weil SENN selber bemerkt, daß es darunter auch Pflanzen mit gesägten und zusammengesetzten Blättern gab.

Anforderung 18. Baumartiger Wuchs.

Wohl wenig zwingend, weil gewiß vielfach baumartige Gewächse aus krautartigen entstanden sind, man denke z. B. an *Vernonia* unter den *Compositen*.

Anforderung 19. Reichtum an Wasserformen.

Entschieden nicht zwingend, weil Wasserpflanzen wiederholt aus Landpflanzen entstanden sind.

Anforderung 20, Fehlen echter Gefäße,

mag in der Tat als verhältnismäßig primitives Merkmal betrachtet werden.

Wie wir sehen, kann man kaum eine der hier genannten Anforderungen zwingend nennen. Akzeptiert man sie, so kommt man mit HALLIER zu der Annahme, daß die *Polycarpicae* die primitivsten *Angiospermen* und von Formen wie *Bennettites* herzuleiten sind. Diese Hypothese ist am meisten in Detail von ARBER ausgearbeitet, sehen wir also, wie dieser sich den Ursprung der *Angiospermen* denkt.

Nimmt man die oben gestellten Anforderungen HALLIERS an, so muß man sagen, daß eine hermaphrodite, apokarpe, azyklische oder hemizyklische Blüte mit verlängerter Blütenachse, wie wir sie zurzeit noch bei den *Magnoliaceen* vorfinden, primitiv ist. Diese Auffassung wurde, wie gesagt, zuerst detailliert ausgearbeitet von ARBER und PARKER in ihrem Aufsatze „On the origin of Angiosperms", Journ. of the Linnean Society London, Bot., Vol. 38, p. 29—83, with 4 textfigures, July 1907. Um deutlich zum Ausdruck zu bringen, daß die Blüte der *Angiospermen* und gewisser mesozoischer Pflanzen ein Strobilus ist, schlagen sie vor, diese Anthostrobilus zu nennen, von welchen sie zwei Formen unterscheiden: den Pro-Anthostrobilus der mesozoischen Vorfahren der *Angiospermen* und von *Bennettites (Cycadoidea)* und den Eu-Anthostrobilus oder Blume der *Angiospermen*.

Der Anthostrobilus ist von allen anderen Strobilis dadurch verschieden, daß er ein deutliches Perianth besitzt, und die Makrosporophylle ausnahmslos höher auf der Strobilusachse inseriert sind als die Mikrosporophylle.

Bei dem Proanthostrobilus fungieren die Makrosporophylle noch nicht als Pollensammler, und die Sporophylle waren noch farnartige, Synangien tragende Blätter.

Im Euanthostrobilus sind die Makrosporophylle zu einem geschlossenen Gehäuse, dem Ovar, verwachsen und sammeln Pollen, und die Mikrosporophylle haben die Gestalt, welche wir als Stamen andeuten. Letztere ist nach ARBER und PARKERS Meinung aus ersterer entstanden.

Die Autoren entwerfen folgendes Bild vom hypothetischen primitiven Euanthostrobilus der ersten *Angiospermen*:

Der Strobilus war hypogyn und polypetal. Die große, verlängerte, konische Achse trug oben Makrosporophylle, unten Mikrosporophylle,

während an der Basis ein deutliches Perianth vorhanden war. Alle Organe waren groß, zahlreich oder in unbestimmter Zahl und spiralig angeordnet.

Das Gynoeceum bestand aus vielen apokarpen, monokarpellaren Ovarien mit je mehreren Ovulis mit marginaler Placentation. Das Ovulum war orthotrop, bitegumentär. Der Embryo entwickelte sich bald nach der Befruchtung und hatte zwei epigeie Kotyledonen.

Das Androeceum bestand aus einer unbestimmten Anzahl von Staubblättern mit langen Antheren, aber kurzen Filamenten. Das Perianth war aus zahlreichen, spiralig angeordneten, homomorphen Gliedern oder höchstens leicht heteromorphen Gliedern gebildet. Die Bestäubungsweise war entomophil.

Der einzige bis jetzt bekannte Proanthostrobilus ist *Cycadoidea (Bennettites)*.

Die Autoren schließen, daß die tertiären und rezenten *Angiospermen* von einer bis jetzt völlig hypothetischen, mesozoischen Pflanzengruppe herzuleiten sind, welche sie vorschlagen *Hemiangiospermen* zu nennen, und daß diese Proanthostrobili trugen „so closely approximated to the one of the *Bennettiteae,* that the latter, although somewhat removed from the direct line of descent, demonstrate emphatically the type of strobilus that gave rise to the *Angiosperms*“.

Der Proanthostrobilus der *Hemiangiospermen* war zumal dadurch von dem Proanthostrobilus von *Bennettites* verschieden, daß die Makrosporangien auf den Rändern der noch nicht verwachsenen Karpelle saßen. Um aus einer *Hemiangiosperme* eine *Angiosperme* zu machen, ist also nur ein Verwachsen der Karpelle und ein Auffangen des Pollens durch sie nötig.

Soll diese Hypothese berechtigt sein, so muß erstens gezeigt werden, daß die Anthere der *Angiospermen* als Synangium aufgefaßt werden kann, was selbstverständlich möglich ist, zweitens aber, daß die Keimung der Makrospore der *Angiospermen* von der Keimung der Makrospore von *Bennettites* hergeleitet werden kann. Selbstverständlich wird letzteres in erster Linie davon abhängen, ob man die Keimungsgeschichte der *Angiospermen*-Makrospore überhaupt deuten kann.

Sehen wir einmal, welche

Erklärungsversuche der ♀ x-Generation der Phanerogamen

gemacht worden sind.

Da kann man im allgemeinen zwei Strömungen unterscheiden, nämlich eine, welche den Eiapparat als eine reduzierte Archegon**gruppe** auffaßt und die Antipoden als Reste eines dem der *Coniferen* homologen Prothalliums, wie z. B. STRASBURGER, VESQUE, WETTSTEIN, GUIGNARD, GOLDFUSS und CAMPBELL wollen, und eine, welche auch die Antipoden als eine reduzierte Archegongruppe auffaßt, wie DANGEARD, CHAMBERLAIN, SCHAFFNER und ich selber in meiner *Gnetum*-Arbeit. Daß allgemein der Eiapparat als eine Archegon**gruppe** aufgefaßt wurde, hat seinen Grund darin, daß man allgemein, HOFMEISTER folgend, nicht nur das Ei, sondern auch die Synergiden als reduzierte Archegonien aufgefaßt hat, nur TREUB machte darin eine Ausnahme, indem er in seiner *Casuarina*-Arbeit die Synergiden als Halszellen deutet. Eine solche Deutung der Synergiden hatte sich früher schon STRASBURGER überlegt, er meinte aber, daß dies nicht zulässig wäre, weil sich die Halszellen nicht, wie bei einem Archegon, aus derselben Zelle wie die Eizelle bilden.

In seinem Buche „Ueber Befruchtung und Zellteilung“, 1878, S. 74[1]) sagt er darüber: „Als Kanalzellen können die Gehilfinnen aber auch nicht gedeutet werden, denn abgesehen von der ganz verschiedenen Funktion, sehen wir auch, daß dieselben nicht vom Ei abgegeben werden, vielmehr einem besonderen Teilungsschritte ihre Entstehung verdanken. Das Ei wird zugleich mit ihnen angelegt, und der Schwesterkern des Eies geht nicht in die Bildung der Gehilfinnen ein, fällt vielmehr dem gemeinsamen Innenraume des Embryosackes zu.“

Auch GUIGNARD (Recherches sur le sac embryonnaire, Ann. Soc. nat., 6. Série, Bot., 1882, T. 13, p. 189) ist derselben Meinung, er sagt: „Les synergides naissant en même temps que l'oosphère, ne peuvent pas être comparées aux cellules de canales des archégones; ce sont des cellules endospermiques, qui par adaptation à une fonction nouvelle, ont acquis une forme et une place spéciales.“

Diese Auffassung ist nach der Meinung TREUBS für *Casuarina* wenigstens hinfällig, da dort die Eizelle und die Synergiden aus einer Zelle hervorgehen. Er sagt (Ann. du Jardin Bot., 1891, X, p. 184): „Autant que j'ai pu voir, il se forme toujours au sommet des macrospores, une seule cellule qui est la cellule-mère de tout l'appareil sexuel. Aussi la comparaison des cellules accompagnant les oosphères de *Casuarina* avec les cellules de canal ou le col d'Archégones n'est nullement harsardée; au contraire.“

In der Bot. Gazette, Bd. 36, 1903 hat THEODORE C. FRYE aber nachgewiesen, daß TREUB sich hier geirrt hat, und daß der Eiapparat bei *Casuarina* in der für die *Angiospermen* üblichen Weise gebildet wird.

Wenn man dann den Eiapparat nicht als ein Archegon deuten will, so bleibt nur übrig, die Synergiden ebenso wie die Eizelle als reduzierte Archegonien aufzufassen oder aber die Synergiden mit GUIGNARD als modifizierte Endospermzellen zu deuten.

Erstere Auffassung ist wohl die allgemeinere und scheint gestützt zu werden durch die Entdeckung der doppelten Befruchtung.

Bis zum Jahre 1898 wurde allgemein angenommen, daß von den beiden Spermakernen im befruchtenden Pollenschlauche der eine die Eizelle befruchtete, der andere aber zugrunde ginge, also funktionslos geworden wäre, und daß die beiden Polkerne zu einem sogenannten sekundären Endospermkern verschmelzen, aus dessen Teilung das Endosperm hervorginge. In seinem Aufsatz „Resultate einer Revision der Befruchtungsvorgänge bei Lilium Martagon und Fritillaria tenella“ (Bull. de l'Ac. Imp. des Sciences de St. Petersbourg, Nov. 1898, T. 9, No. 4) weist aber NAWASCHIN in ganz unerwarteter, später aber allgemein bestätigter Weise nach, daß der zweite Spermakern mit den Polkernen zum sekundären Endospermkern verschmilzt, und zwar zunächst mit dem Polkern, der der Schwesterkern des Eikernes ist, und dann, mit diesem herabwandernd, mit dem der Antipodengruppe entstammenden Polkern.

NAWASCHIN schließt daraus, daß das Endosperm ein modifizierter Embryo ist.

Zur phylogenetischen Begründung seiner Anschauung sagt er: „Ich will nämlich auf eine auffallende Analogie der ganzen Erscheinung mit dem Befruchtungsvorgange beim *Gnetum* aufmerksam machen, bei welcher Pflanze man, wie LOTSY ganz neulich berichtet, mit einer ähnlichen

1) Bei TREUB versehentlich als S. 73 angegeben.

Art Polyembryonie zu tun hat. Hier wie dort besteht die Befruchtung darin, daß jeder der Pollenschläuche die beiden generativen Kerne in den Embryosack übertreten läßt, und daß jeder männliche Kern mit einem der weiblichen Kerne verschmilzt, so daß jedem eingedrungenen Pollenschlauche stets ein Paar Kopulationsprodukte entspricht. Auf diese Weise entstandene Zygoten werden bei *Gnetum* zu Proembryonen, während bei *Liliaceen* eine der Zygoten zum Endosperm wird."

Die Resultate von NAWASCHIN wurden später an vielen *Angiospermen* erhalten, man nennt den Vorgang jetzt allgemein die doppelte Befruchtung der *Angiospermen*. Sie erklärt, worauf sofort DE VRIES hinwies, sehr schön, weshalb im Endosperm eines Bastardes vom Stärkemais und Zuckermais neben stärkehaltigen Zellen zuckerhaltige vorhanden sind.

Faßt man die mikropyläre Zellengruppe des *Angiospermen*-Embryosackes als eine Archegongruppe auf, deren Einzelarchegone zu Synergiden, Eizelle und Polkern reduziert sind, so ist diese doppelte Befruchtung recht gut verständlich, denn der Polkern ist dann ebensogut wie der Kern der Eizelle und wie die Kerne der Synergiden ein Eikern.

Gegen die völlige Gleichwertigkeit der Kerne der mikropylären Vierergruppe spricht aber der schon lange von STRASBURGER erbrachte Nachweis, daß die Synergiden der Eizelle den Spermakern nie streitig machen; das spräche entschieden mehr für die Auffassung TREUBS, welcher die Synergiden für Halszellen erklärt oder für die von GUIGNARD, der die Synergiden als modifizierte Prothalliumzellen auffaßt. Dabei bleibt aber zu eruieren, weshalb der Polkern offenbar wohl Affinität zum Spermakern besitzt, und das erklärt sich sehr gut, wenn man sich der von PORSCH gegebenen Deutung des *Angiospermen*-Embryosackes anschließt.

PORSCH betont zunächst den Umstand, daß bekanntlich, je höher man im Pflanzenreich hinaufsteigt, das Prothallium mehr und mehr reduziert wird, daß aber merkwürdigerweise das Archegon nie weiter als auf 4 Zellen herabgeht (mit Ausnahme der *Gnetaceen*), daß nämlich keine einzige *Gymnosperme* bekannt ist, deren Archegone keine Halszellen besitzen, oder bei denen der Bauchkanalkern im Archegon fehlt. Das einfachste *Gymnospermen*-Archegon besteht demnach aus 4 Zellen, zwei Halszellen, einer Bauchkanalzelle und einer Eizelle, und PORSCH betrachtet nun den Inhalt des *Angiospermen*-Embryosackes als die durch völlige Rückbildung des Prothalliums nur aus zwei Archegonen bestehende x-Generation, von denen das eine befruchtungsfähig, das andere, am chalazalen Ende gelegene, aber durch Ueberernährung vegetativ geworden ist. Es ist also, mit anderen Worten, das Prothallium der *Angiospermen* auf zwei Energiden, die Töchter der Energide der Makrospore reduziert, und eine jede dieser Tochterenergiden[1]) wird fertil. Die Synergiden entstehen demnach aus derselben Zelle (Energide) wie Eizelle und Polkern.

Die Polkerne sind demnach gleichwertig (was auch daraus hervorgeht, daß sowohl der obere wie der untere mit dem zweiten Spermakern verschmelzen kann) und stellen die Bauchkanalkerne dar, welche, wie wir früher sahen, als reduzierte Eikerne betrachtet werden können, und deren Befruchtung also nicht wunder nehmen kann, um so weniger, als, wie wir sahen, LAND nachwies, daß nicht nur der Bauchkanalkern

---

1) Der Einwurf gegen die Auffassung des Eiapparates als ein Archegon, weil Synergiden und Eizelle aus verschiedenen Zellen hervorgingen, wird damit hinfällig.

bei *Thuja* bisweilen befruchtet werden, sondern sich sogar zu einem kleinen Gewebekörper weiter entwickeln kann. Dieser Gewebekörper kann also als die Vorstufe des sekundären Endosperms der *Angiospermen* betrachtet werden.

Wir würden dann folgende Homologien haben:

Thuja.	Angiospermen.	
	A. Vor der Befruchtung.	
Vegetatives Prothallium.	Fehlt.	
Etwa 6 Archegone.	2 Archegone.	
Jedes Archegon hat:	Das mikropyl. Archegon hat:	Das chalazale Archegon hat:
2—6 Halszellen, 1 Bauchkanalkern, 1 Eizelle.	2 Synergiden, 1 Polkern, 1 Eizelle.	2 Antipodenzellen, 1 Polkern, 1 Antipodenzelle.
	B. Nach der Befruchtung.	
Prothallium.	Fehlt.	
Vom Archegon sind übrig geblieben:	Vom mikropylären Archegon sind übrig geblieben:	Vom chalazalen Archegon sind übrig geblieben:
Die befruchtete Eizelle (Zygote), bisweilen auch ein aus gelegentlicher Befruchtung des Bauchkanalkernes hervorgegangener Gewebekörper.	Die befr. Eizelle (Zygote), das aus Befruchtung des Polkernes durch den zweiten Spermakern (oft unter weiterer Verschmelzung mit dem zweiten Polkern) hervorgegangene Endosperm.	Die Antipoden entweder verschwunden oder zu einem Ernährungsapparat, zu einem Haustorium weiter ausgebildet.

Auf den ersten Blick mag die völlige Reduktion des Prothalliums sonderbar erscheinen, bedenkt man aber, daß das Prothallium seit Jahrhunderten in Reduktion begriffen ist, und daß, wie wir sahen, bei vielen *Coniferen* die Archegoninitialen sehr frühzeitig, schon aus den Alveolen, d. h. also, bevor die eigentlichen Endospermzellen gebildet sind, angelegt werden, so scheint das doch nicht unmöglich.

Gesetzt den Fall, es hätte eine *Gymnospermen*-Art gegeben mit sehr frühzeitiger Archegonbildung aus den Alveolen und mit regelmäßig vorkommender doppelter Befruchtung, d. h. eine Art, bei der regelmäßig einträte, was bei *Thuja* nur noch ausnahmsweise vorkommt, nämlich Befruchtung sowohl des Eikernes wie des Bauchkanalkernes, gesetzt weiter den Fall, es hätte sich der aus der Befruchtung des Bauchkanalkernes entstandene Gewebekörper schnell entwickelt unter Hemmung der weiteren Prothalliumbildung, so hätten wir eine *Gymnospermen*-Art mit Archegonen, sekundärem Endosperm und auf freie Kerne (nämlich die Kerne von jenen Alveolen, welche sich nicht zu Archegoninitialen entwickelten) reduziertem Prothallium. Es braucht nun nur die Bildung dieser freien Prothalliumkerne zu unterbleiben und die beiden ersten Alveolenkerne, also die beiden ersten Kerne im Embryosack brauchten zu Archegoninitialen zu werden, um den Fall der *Angiospermen* zu haben.

Es fragt sich nun noch, was ist primitiver, der „normale" Embryosack der *Angiospermen* oder der von *Euphorbia procera* und den *Pennaeaceen*. Meiner Anschauung nach ersterer, denn letzterer ist aus der Keimung einer Makrosporenmutterzelle statt aus der einer Makrospore hervorgegangen, demnach zweifellos eine sekundäre Bildung, und weiter wird bei den *Pennaeaceen* schon der Makrosporenkern selbst zur Archegon-

initiale, die Rückbildung ist also noch einen Schritt weiter als bei dem „normalen Embryosack“ gegangen, und zwar bis zum Extrem [1]).

Fragen wir uns nun, ob der Embryosack der *Angiospermen* von dem von *Benettites* abgeleitet werden kann, so muß die Antwort lauten, in derselben Weise und ebensogut, wie von dem der *Coniferen*. Dem Anschluß der *Angiospermen* an die *Hemiangiospermen* in ARBERschem Sinne steht also auch in dieser Hinsicht nichts entgegen.

Jedoch wäre diese Auffassung nur dann berechtigt, wenn ihr Ausgangspunkt, die Ansicht, es sei die *Bennettites*-Blüte ein Strobilus, über jeden Zweifel erhaben wäre, denn *Bennettites* wird von den Autoren als Ausgangspunkt für die *Angiospermen* angenommen, weil sie die einzige bisher bekannte *Gymnosperme* mit hermaphroditem Strobilus ist. Ließe sich nachweisen, daß das betreffende Gebilde bei *Bennettites* kein Strobilus, sondern eine Infloreszenz ist, so paßt es nicht mehr in den verfolgten Gedankengang hinein, und man muß sich fragen, ob man, wenn unter den *Gymnospermen* keine Formen mit hermaphroditen Strobilis bekannt sind, nicht besser täte, die Auffassung WETTSTEINS anzunehmen, nach welcher die *Angiospermen*-Blüte eine Infloreszenz ist. In diesem Falle wäre dann natürlich zu erörtern, ob die „Infloreszenzblüte“ der *Angiospermen* von der *Bennettites*-Infloreszenz oder von *Ephedra*-artigen Infloreszenzen — wie es WETTSTEIN will — herzuleiten wäre. Oder man müßte, bei Aufrechterhaltung des ARBERschen Prinzips, wonach der Proanthostrobilus der Vorfahre der *Angiospermen*-Blüte ist, unter Ausschaltung von *Bennettites* den Anschluß an andere *Gymnospermen* suchen. Wie steht es nun mit der

Auffassung der *Bennettites*-Blüte als Infloreszenz?

In seinem Aufsatze: Le fruit des Bennettitées et l'ascendance des Angiospermes, Mémoire 13 (Bull. de la Soc. Bot. de France, 1908) sagt LIGNIER: „Mais après avoir revu mes préparations du *Bennettites Moreirei*, je persiste dans les conclusions que j'ai émises antérieurement (Structures et affinités du Bennettites Morierei SAP. et MOR. sp., Mém. Soc. Linn. de Normandie, T. 18, 1894) et contrairement à l'opinion de WIELAND, continue à croire que la partie femelle de la fructification bennettitéenne est une inflorescence et non une fleur ou une partie de fleur.“

Nach der Auffassung LIGNIERS nämlich stehen die ovulatragenden Organe von *Bennettites* in den Achseln der interseminalen Schuppen, verhalten sich also in ihrer Stellung genau so wie die Samenschuppe von *Abies* zu ihrer Braktee, und da folium in axilla folii unbekannt ist, nimmt LIGNIER nach Analogie mit *Abies* an, daß die Ovularschuppe von *Bennettites* einem Kurztriebe angehört, welcher in der Achsel einer Braktee steht, und zwar so, daß dieser Kurztrieb auf ein einziges fertiles Blatt reduziert ist. Wenn mir nun auch, wie in Bd. II erörtert, die Auffassung WIELANDS wahrscheinlicher vorkommt, so muß doch zugegeben werden, daß sich LIGNIERS Auffassung recht gut verteidigen läßt und es also keineswegs feststeht, daß die *Bennettites*-Blüte ein Strobilus ist. SCOTT, der wie ich die Strobilusnatur der *Bennettites*-Fruktifikation für wahrscheinlicher hält, führt folgende Tat-

1) Weitere Modifikationen der Embryosackkeimung werden bei den einzelnen Familien besprochen.

sachen gegen LIGNIERS Theorie an (Studies in Fossil Botany, 2d edition, Vol. II, 1909, p. 509): „Professor LIGNIER points out the analogy which, on his view, exists between the strobilus (or rather the female part of it) and the vegetative stem, in wich also only a minority of the leaves have buds (usually fructifications) in their axils. The unifoliar bud, which would thus represent a female flower is, of course, extremely reduced. The analogy with the main stem is the strongest point in this interpretation, but it appears to be open to three serious objections: 1) there is no structural evidence that the seed pedicel is a bud, or an axial structure of any kind (unless it be found in the somewhat deeper insertion of the interseminal scales, as compared with the pedicels — a very dubious indication, see WIELAND l. c., p. 118; 2) neither is there any evidence that the pedicels are axillary to certain of the interseminal scales; 3) there is no known structure among the *Cycadophyta* or *Pteridospermeae* from which such an organ as the supposed unifoliar female flower could have been derived by reduction." Trotzdem akzeptiert LIGNIER die Auffassung ARBERS, daß die *Angiospermen*-Blüte ein aus einem Proanthostrobilus hervorgegangener Euanthostrobilus ist. Er muß also, da sich dieser unmöglich von der *Bennettites*-Infloreszenz herleiten läßt, einen anderen Ursprung der *Angiospermen* suchen. Diesen sucht er nun unter den *Cycadeen*. Zwar haben diese sämtlich unisexuelle Blüten, aber da sich nachweislich bei gewissen *Angiospermen* leicht Stamina in Karpelle und umgekehrt — man denke nur an *Sempervivum* — umbilden, so meint er, daß nichts der Auffassung entgegenstehe, daß die hermaphrodite *Angiospermen*-Blüte aus einer unisexuellen *Cycadeen*-Blüte hervorgegangen sei, sei es nun, daß ein Teil der Makrosporophylle einer ♀ *Cycadeen*-Blüte sich zu Mikrosporophyllen oder ein Teil der Mikrosporophylle einer ♂ *Cycadeen*-Blüte sich zu Makrosporophyllen umgebildet hat.

Die Frage nach dem Ursprung der *Angiospermen* begegnet also, falls man mit LIGNIER annimmt, daß *Bennettites* keine Blüten, sondern Infloreszenzen hat, immer der Schwierigkeit, daß man sie von unisexuellen *Gymnospermen* herleiten oder aber die Blüte der *Angiospermen* als eine Infloreszenz auffassen muß, welche von der *Bennettites*-Infloreszenz herzuleiten wäre.

Es fragt sich also, welche von den folgenden Auffassungen ist die wahrscheinlichere.

a) Die Blüte der *Angiospermen* ist ein Strobilus:
   α) herzuleiten von unisexuellen *Cycadeen*-Blüten, durch Transformierung eines Teiles der Sporophylle in solche des anderen Geschlechtes;
   β) falls man entgegen LIGNIERS Meinung annimmt, die *Bennettites*-Blüte sei ein Strobilus, herzuleiten von *Bennettites*.

b) Die Blüte der *Angiospermen* ist eine Infloreszenz:
   α) herzuleiten von der *Bennettites*-Infloreszenz (falls LIGNIER diese mit Recht als Infloreszenz betrachtet);
   β) herzuleiten von *Ephedra*-artigen Ahnen nach der Auffassung WETTSTEINS.

Eine jede dieser vier Möglichkeiten muß, soweit wir bis jetzt die Sache haben feststellen können, zugegeben werden, und aus triftigen Gründen läßt sich keine Wahl treffen.

Das Resultat ist aber sehr verschieden je nach der Möglichkeit, von welcher man ausgeht.

Nimmt man die Möglichkeiten a, α; a, β; oder b, α an, so wird man Pflanzen in der Nähe der *Ranales*, sei es von Monokotylen oder Dikotylen, als die primitivsten *Angiospermen* betrachten, akzeptiert man die Möglichkeit b, β; so wird man der alten Meinung, die *Monochlamydeen* seien die primitivsten *Angiospermen*, beipflichten.

Vielleicht gibt es nun eine Möglichkeit, um uns für die eine oder andere Meinung zu entscheiden, durch Erörterung der Frage:

Sind die Monokotylen oder sind die Dikotylen die primitivsten *Angiospermen*?

Falls sich nämlich nachweisen ließe, daß die Monokotylen die ältesten *Angiospermen* und die Dikotylen aus diesen hervorgegangen wären, wie früher wohl allgemein angenommen wurde, so könnten die *Monochlamydeae* nicht als die primitivsten *Angiospermen* betrachtet werden. Wir wollen diese Frage hier nicht besprechen, sondern nur sagen, daß man jetzt wohl meistens die Dikotylen als primitiver betrachtet und sich die Monokotylen aus diesen hervorgegangen denkt[1]), sei es nun, daß man mit Miss SARGANT annimmt, die beiden Keimblätter der Dikotylen seien zum einzigen Kotyledon der Monokotylen verwachsen, die Monokotylen seien also synkotyle Dikotylen, oder aber mit HILL der Meinung ist, die Monokotylen seien in der Tat dikotyl, aber der eine Kotyledon habe sich zu einem Saugorgan umgebildet, die Monokotylen seien also heterokotyle Dikotylen. Nur wenige sind, glaube ich, jetzt der Auffassung zugetan, die Monokotylen seien nicht von Dikotylen herzuleiten. Von diesen ist LINDINGER (Bemerkungen zur Phylogenie der Monokotylen, Naturw. Wochenschr., 30. Januar 1910) wohl am meisten von der Unrichtigkeit der von Miss SARGANT, ARBER, PARKIN, HALLIER, HILL, v. WETTSTEIN u. a. vertretenen Auffassung überzeugt.

Er weist erstens darauf hin, daß ein allen Monokotylen gemeinsames Merkmal ist „das Fehlen der Pfahlwurzel und des von dieser ausgehenden Wurzelsystems und dessen Ersatz durch ein System von Adventivwurzeln, welche aus dem Stamm entspringen.“ Weshalb das gegen einen Ursprung der Monokotylen aus Dikotylen sprechen soll, verstehe ich aber nicht, da dazu doch nur nötig wäre, daß die Monokotylen die Pfahlwurzel, welche bei den Dikotylen vorhanden ist, verloren hätten. Ja, LINDINGER weist selber auf den Umstand hin, daß „gerade diejenigen *Polycarpicae*, von denen WETTSTEIN u. a. die Monokotylen über die *Helobiae* ableitet, gleichfalls Adventivwurzeln besitzen, während die Primärwurzel an der erwachsenen Pflanze nicht mehr vorhanden ist.“

Zweitens hebt er den Umstand hervor, daß die Gefäßbündel der Monokotylen, welche aus dem sogenannten Sekundärmeristem hervorgehen, nur Tracheiden, keine Gefäße enthalten. Das Merkmal, daß der Sekundärteil der Monokotylen keine Gefäße aufzuweisen hat, hat diese Gruppe gemein mit den *Gymnospermen* (exkl. *Gnetinae*) und mit drei *Magnoliaceen*-Gattungen (*Drimys, Tetracentron, Trochodendron*). Wenn wir also die Monokotylen von *Magnoliaceen*-artigen Ahnen herleiten, scheint mir dieses den beiden Gruppen gemeinsame Merkmal eher für als gegen die Annahme eines gemeinsamen tiefen Ursprungs der Monokotylen und Dikotylen zu sprechen, jedenfalls möchte ich nicht gerne die Meinung LINDINGERS unterschreiben,

1) Oder beide aus einem Stamme dikotylenähnlicher Vorfahren entstanden.

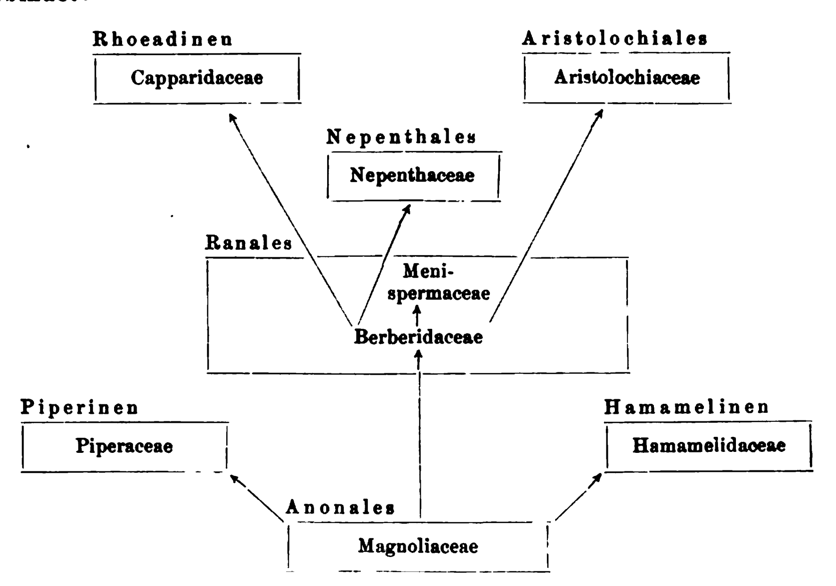


daß die Dikotylen und Monokotylen nur in einem einzigen Punkte, nämlich der Angiospermie, übereinstimmen. Jedenfalls geht aus vorstehendem hervor, daß wir keinen Grund haben, die Dikotylen zu betrachten als aus den Monokotylen hervorgegangene Formen, und daß wir uns also der Erörterung der Frage, welche Gruppe der *Angiospermen* die primitive ist, die der *Monochlamydeae* oder die der *Polycarpicae,* nicht entziehen können. Ich kann darauf leider nur eine Antwort geben: Ich weiß es nicht, und so müßten wir bei der, wie wir sahen, sich stets steigernden Unsicherheit betreffend die Phylogenese der Pflanzen, je höher wir im Gewächsreiche hinansteigen, wohl hier unsere Phylogenetik wegen Mangels an Tatsachen schließen, wenn nicht v. Wettstein, der Hauptvertreter der Meinung, daß die *Monochlamydeen* primitiv seien, trotzdem die *Polycarpicae* für den gemeinsamen Ursprungspunkt der Monokotylen und der höheren Dikotylen hielte. Wir können also zunächst die Frage auf sich beruhen lassen, ob die *Polycarpicae* direkt von *Gymnospermen* oder von *Monochlamydeen* herzuleiten sind, und indem wir dann doch eine communis opinio haben, daß sie eine relativ primitive Gruppe darstellen, sie zunächst behandeln und dann sehen, wie sich von ihnen die Monokotylen herleiten lassen.

Siebzehnte Vorlesung.

Polycarpicae.

Zu den *Polycarpicae*, in letzterer Zeit von HALLIER als „Proterogenen" bezeichnet, gehören verschiedene Reihen, welche HALLIER mittels der hauptsächlichsten zu ihnen gehörigen Familien in folgender Weise verbindet:



Zu den hierher gehörigen Reihen bringt HALLIER folgende Familien:

I. *Anonales.*
1. *Magnoliaceae.*
2. *Myristicaceae.*
3. *Anonaceae.*
4. *Canellaceae.*
5. *Calycanthaceae.*
6. *Monimiaceae.*
7. *Lauraceae.*

II. *Piperinen.*
8. *Lactoridaceae.*
9. *Piperaceae* (inkl. *Saurureae*).
10. *Chloranthaceae.*

III. *Ranales.*
- 11. *Dilleniaceae.*
- 12. *Berberidaceae.*
- 13. *Menispermaceae.*
- 14. *Ranunculaceae.*
- 15. *Nymphaeaceae.*
- 16. *Ceratophyllaceae.*

IV. *Nepenthales.*
- 17. *Cephalotaceae.*
- 18. *Circaeastraceae.*
- 19. *Nepenthaceae.*
- 20. *Sarraceniaceae.*
- 21. *Parnassiaceae.*
- 22. *Droseraceae.*

V. *Aristolochiales.*
- 23. *Aristolochiaceae.*
- 24. *Rafflesiaceae.*
- 25. *Hydnoraceae.*
- 26. *Balanophoraceae.*

VI. *Rhoeadinen.*
- 27. *Papaveraceae.*
- 28. *Capparidaceae.*
- 29. *Resedaceae.*
- 30. *Cruciferae.*

VII *Hamamelinen.*
- 31. *Platanaceae.*
- 32. *Hamamelidaceae.*

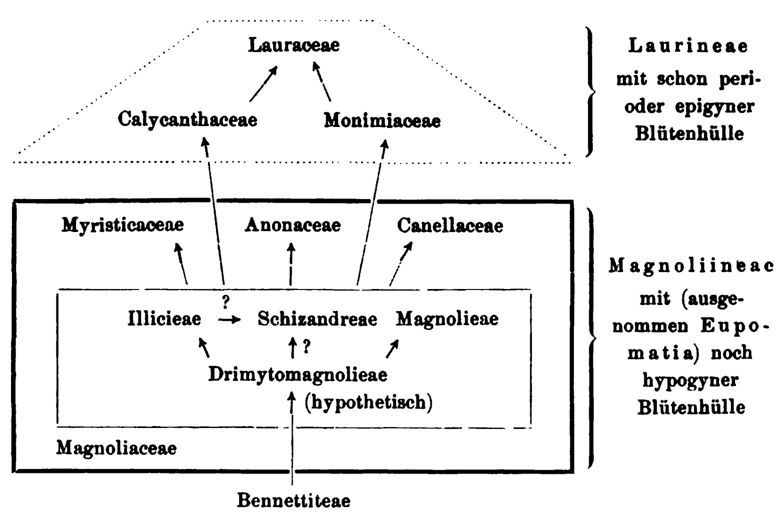
Achtzehnte Vorlesung.

Fangen wir mit der Besprechung der

Anonales

an. Sie entsprechen ungefähr den ersten Familien der *Polycarpicae* nach v. WETTSTEINS System und ebenfalls ungefähr der, der Reihe der *Ranales* angehörigen, Unterreihe der *Magnolineae* des ENGLERschen Systems.

Die Anordnung der hierher gehörigen Familien ist bei HALLIER folgende:



Betrachten wir also zunächst die

Magnoliaceae.

Es sind Bäume und Sträucher mit einfachen, spiralig gestellten, meist derben Blättern, welche oft nebenblattartige Gebilde besitzen. Die Blüten sind hermaphrodit oder eingeschlechtig. Die Perianthblätter

sind spiralig oder wirtelig gestellt, in wechselnder, oft großer Zahl und sind korollinisch ausgebildet. Manchmal sind die äußeren Perianthblätter kelchartig, auch entstehen kelchartige Bildungen durch Hinaufrücken von Hochblättern. Die Blütenachse ist oft stark verlängert, trägt unten zahlreiche Staubblätter und oben spiralig oder zyklisch angeordnete freie, selten miteinander verwachsene Fruchtknoten. Die Ovula stehen marginal. Die Früchte sind Kapseln, Schließfrüchte oder Beeren, die oft zu Sammelfrüchten vereinigt sind. Der Embryo ist meist noch sehr klein und kurz und in reichliches Endosperm eingebettet. Das Endosperm ist nicht ruminiert.

Ueber die Anatomie sagt SOLEREDER: Für sämtliche *Magnoliaceae* kann als gemeinsam das Vorkommen von Sekretzellen, das hofgetüpfelte Holzprosenchym und die Tendenz zur Ausbildung leiterförmiger Gefäßdurchbrechungen, sowie das Fehlen von einzelligen Haaren und von Drüsenhaaren hervorgehoben werden. (Für weitere anatomische Eigentümlichkeiten siehe SOLEREDER, S. 31.)

Die Familie wird in 4 Sektionen zerlegt:

I. Magnolieae. Blätter mit Scheiden, welche in der Knospe ringsum geschlossen sind, oder mit Nebenblättern. *Magnolia, Michelia, Liriodendron, Talauma*

II. Illicieae. Blätter ohne Nebenblätter. Blütenachse kurz. Immergrüne Sträucher. *Illicium, Drimys, Zygogynum*

III. Schizandreae. Blätter ohne Scheiden oder Nebenblätter. Blütenachse konvex, oft später verlängert. Blüten eingeschlechtig. Lianen. *Kadsura, Schizandra*

IV. Tetracentreae. Blüten euzyklisch, mit vierzähligem Perianth. 4 Staubgefäße und 4 Karpelle auf flacher Achse. Blattstiel mit langer, schmaler, in der Knospe nicht geschlossener Scheide. *Tetracentron*

Von diesen sind also die *Magnolieae* mit ihrer stark verlängerten Blütenachse wohl die primitivsten. Hierher gehören 4 Genera: *Magnolia, Talauma, Michelia* und *Liriodendron*. Von diesen macht *Liriodendron* mit seinen eigentümlichen, gestutzten, vierlappigen Blättern einen alten Eindruck. Ihr Vorkommen im atlantischen Nordamerika, sowie in China (eine Varietät), deutet schon auf Endemismus durch Konservation, und in der Tat sind sie in vielen Gegenden im Tertiär, auch in Europa, fossil gefunden worden. Der Umstand, daß diese altertümliche Gattung lappige Blätter hat, während alle anderen *Magnolieae* ganzrandige Blätter besitzen, legt die Frage nahe, ob bei den *Magnolieen* die Ganzrandigkeit oder die Lappigkeit der Blätter primitiv ist, eine Frage, welche E. W. BERRY in seinen Notes on the Phylogeny of Liriodendron, Bot. Gaz., Bd. 34, 1902, p. 44—63 zu beantworten versucht. Er weist nach, daß die ältesten *Liriodendren* einfache, ovale oder oblonge, ganzrandige Blätter hatten, und daß man, mit der Jetztzeit anfangend, je weiter man in den geologischen Schichten zurückgeht, eine allmähliche Reduktion der Lappung feststellen kann, so daß er schließt, daß der primitive Ahne von *Liriodendron* ein einfaches *Magnolia*-artiges Blatt gehabt habe. Demnach wäre dem altertümlichen Vorkommen von *Liriodendron tulipifera* nicht zu trauen.

Es fragt sich denn zunächst, welche von den 4 Gruppen der *Magnoliaceen* als die primitivste aufgefaßt werden muß, und die Sache ist nicht leicht. So würde man z. B. zweifellos die *Illicieae* auf Grund der bei

Illicium nicht spiralig, sondern im Kreise angeordneten Fruchtblätter für nicht primitiv halten, aber der Umstand, daß das Holz der Illiciee *Drimys* keine Gefäße, sondern nur Tracheiden mit Hoftüpfeln hat, also in dieser Hinsicht die Struktur eines *Coniferen*-Holzes besitzt — Markstrahlen und Bast, mit Geleitzellen neben Siebgefäßen (was allen *Coniferen* fehlt) sind allerdings dikotylenartig — würde uns wieder dazu bringen, die *Illicieae* als die primitivsten anzusehen, eine Auffassung, gegen die, wie vielfach behauptet wird, der Nachweis STRASBURGERS, daß *Drimys* normale Keimung der Makrospore zeigt, nicht spricht. Es ist ja doch sehr gut möglich, daß diese für die *Angiospermen* als typisch betrachtete Keimungsweise entstanden ist, bevor eine der jetzt lebenden *Angiospermen* entstand, z. B. schon bei den *Proangiospermen*. Auch *Zygogynum* fehlen echte Gefäße. Einer anderen Gattung der *Illicieae, Illicium,* geht die *Coniferen*-Struktur des Holzes ab, und da bei *Zygogynum* die Fruchtknoten verwachsen sind, ist unter den *Illicieen Drimys* wohl die primitivste. Die *Schizandreae* wird man wegen ihrer eingeschlechtlichen Blüten und ihres Kletterns — es sind Lianen — kaum als primitiv ansehen können, und auch die *Tetracentreae* scheinen erst recht wegen ihren euzyklischen, durchaus vierzähligen Blüten nicht als primitiv angesehen werden zu können. Dennoch zeigen gerade diese wieder ein sehr primitives Merkmal, nämlich die *Coniferen*-Struktur des Holzes. Die Frage, welche von den 4 Gruppen der *Magnoliaceen* die primitivste ist, ist also sehr schwer zu beantworten. Offenbar kann ein Merkmal dabei wieder nicht das Kriterum liefern, denn das zweifellos alte Merkmal, der Besitz eines Holzes von der Struktur einer *Conifere,* ist bis in die deutlich jüngste Gruppe der *Tetracentreae* beibehalten worden.

Auch kann man offenbar die *Magnolieae,* trotz ihrer in vielen Hinsichten primitiven Merkmale, nicht als die Ahnen der anderen Gruppen betrachten, denn es ist ganz undenkbar, daß aus dieser Gruppe, deren Zugehörige normales Dikotylenholz haben, Formen wie *Tetracentron* und *Drimys* mit *Coniferen*-Holz hervorgegangen sein sollten.

So ist denn der gemeinsame Ahne der jetzt lebenden Gruppen der *Magnoliaceae* wohl ausgestorben, und wir tun wohl am besten, als Ahnen mit HALLIER eine ausgestorbene hypothetische Gruppe anzunehmen, welche die ursprünglichen Eigenschaften der jetzt lebenden Gruppen in sich vereinigt, eine Gruppe, welche er *Drimytomagnolieae* nennt. Unter den jetzt lebenden Formen müssen dann die *Tetracentreae* wegen ihrer Vielzähligkeit und die *Schizandreae* wegen ihrer eingeschlechtlichen Blüten als am weitesten entfernt von dem gemeinsamen Ahnen betrachtet werden. So vereinigt *Drimys* mit seinen freien Fruchtknoten, extrorsen Antheren und *Coniferen*-Holz vielleicht die meisten primitiven Merkmale in sich, ist jedoch wegen der deutlichen Differenzierung des Perianths in Kelch und Krone wieder höher entwickelt als *Magnolia.*

Die Gruppe der *Illicieae,* wozu *Drimys* gehört, ist durch *Zygogynum* mit seinen verwachsenen Fruchtknoten weit über die Ahnenstufe hinaus entwickelt, und doch fehlen auch *Zygogynum* noch Gefäße, so daß wir uns die *Drimytomagnolieae* vielleicht am besten vorstellen als *Magnolien* mit *Coniferen*-Holz. In eine nähere Anordnung der Gruppen unter sich einzutreten, hat nach dem oben Gesagten kaum Zweck, um so weniger, als wir doch der Holzstruktur kein überwiegendes Gewicht beilegen können; hat doch *Tetracentron* mit seinen euzyklischen, also hoch entwickelten Blüten ebenso wie *Trochodendron,* welches letztere kaum mehr zu den *Magnoliaceen* gehört, ebenfalls *Coniferen*-Holz.

Magnolieae.

Von den hierher gehörigen Gattungen, *Magnolia, Talauma, Michelia* und *Liriodendron,* werde ich die durch Sperrdruck hervorgehobenen kurz besprechen.

Magnolia.

Die *Magnolien* sind Bäume oder Sträucher mit ganzrandigen, vielfach lederartigen, glänzenden Blättern. Die Blüten sind stets endständig. Einige Arten werfen das Laub ab und blühen in blattlosem Zustande im Frühjahr, wodurch sie eine Zierde unserer Gärten bilden, wie z. B. *M. Yulan* und *M. obovata,* welche nebst Bastarden zu unseren beliebtesten Ziergehölzen gehören. Bei ersterer Art sind sämtliche Blumenblätter

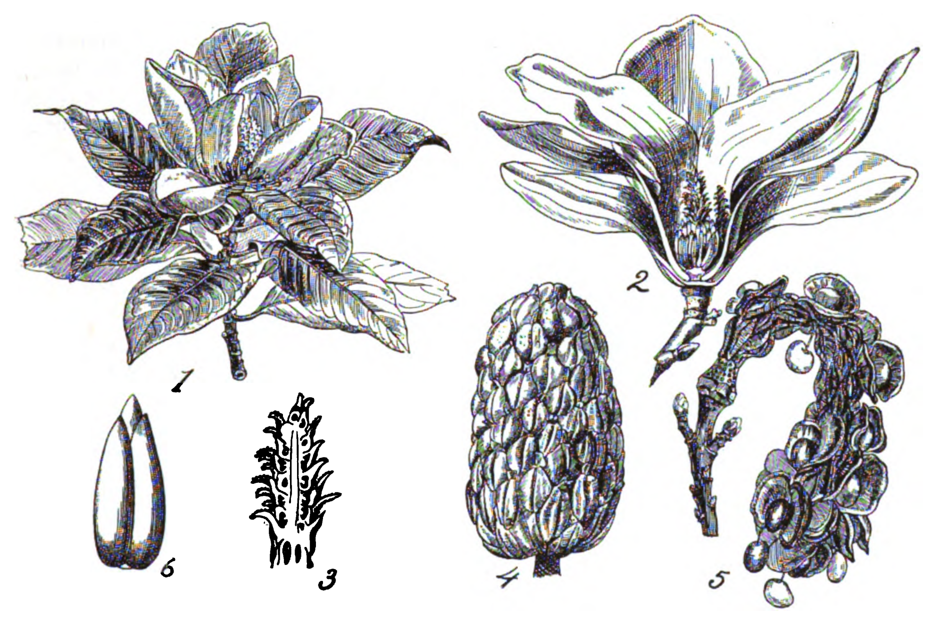


Fig. 266. Magnolia. 1 M. grandiflora L., blühender Zweig, nach BAILLON. 2, 3 M. Precia, nach v. WETTSTEIN. 2 Halbierte Blüte. 3 Halbiertes Gynoeceum. 4 M. grandiflora L., nach v. WETTSTEIN, Sammelfrucht. 5 M. conspicua SALISB., aufspringende Sammelfrucht, nach BAILLON. 6 Stamen.

kronenartig und weiß, bei letzterer sind die äußeren Blumenblätter kürzer und die inneren außen violett, innen weiß. Beide sind asiatischen Ursprungs. Die nordamerikanischen Arten hingegen blühen nach der Belaubung, sind zum Teil, z. B. *M. grandiflora,* welche vielfach im Mittelmeergebiete kultiviert wird, immergrün. Weiter nördlich, z. B. bei uns, hält auch die gelbblütige *M. cordata* MICH. aus.

Während die bis jetzt besprochenen Arten durch 2 Samen charakterisiert sind, gibt es in Asien noch Arten mit 6 oder mehr Samen, welche BLUME als *Manglietia* von *Magnolia* abgetrennt hat, die von ihr generisch aber wohl nicht verschieden sind. Hierher z. B. *Magnolia Blumei* PRANTL, die in den regenreichen Gebirgswäldern West-Javas große Bäume bildet mit gelbem, sehr geschätztem Bauholz. Der BLUMEsche Name *Manglietia glauca* ist wegen der meeresgrünen Farbes des Laubes sehr bezeichnend.

Bei *Magnolia* sind demnach die Blumenblätter entweder ganz kronenartig oder die äußeren kelchartig; der Blütenboden ist stark verlängert (Fig. 266, 3) und trägt die zahlreichen Balgfrüchte (Fig. 266, 4), welche am Rücken aufspringen und aus denen die mit fleischiger Außenschicht versehenen Samen an den sich abrollenden Spiralgefäßen des Funiculus herabhängen (Fig. 266, 5). Bei *Magnolia stellata* (S. et Z.) Maxim. löst sich die Fruchtwandung ringförmig vom stehenbleibenden Grunde los.

Die Blüten sind hermaphrodit und haben zahlreiche Stamina (Fig. 266, 2, 6).

Im ganzen umfaßt das Genus etwa 21 Arten im tropischen Asien, Ostasien und im atlantischen Nordamerika, hingegen sind schon etwa 30 fossile Arten beschrieben worden aus der Kreide und dem Tertiär von Nordamerika, Grönland, Spitzbergen, Sachalin, ganz Europa, Japan und Australien, so daß die Gattung früher viel weiter verbreitet war, als zur Jetztzeit.

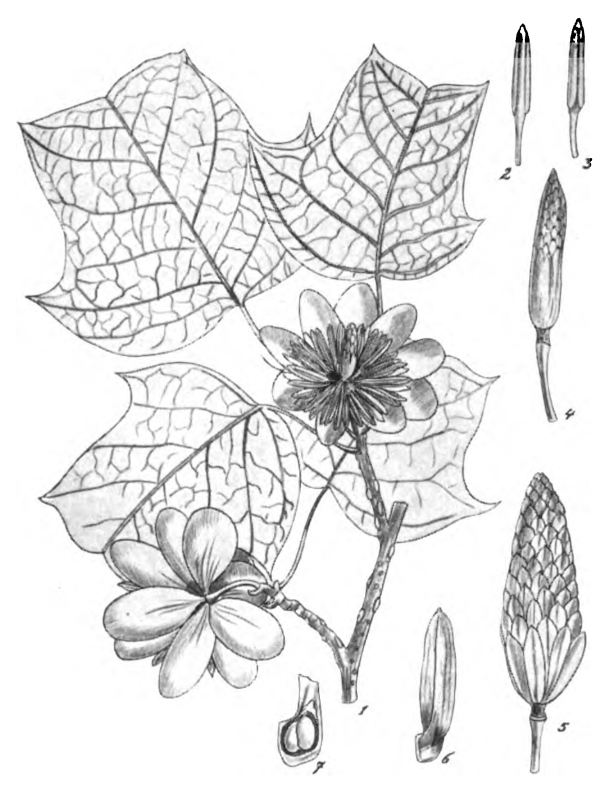


Fig. 267. Liriodendron sinense, nach Hooker, Icones tab. 2785. 1 Habitus. 2, 3 Stamen von der dorsalen und von der ventralen Seite betrachtet. 4 Gynoeceum. 5 Sammelfrucht. 6 Einzelfrucht. 7 Längsschnitt des unteren Teiles derselben.

Ueber die x-Generation ist außergelegentlichen Beobachtungen über die Pollenbildung (z. B. F. M. Andrews, Karyokinesis in Magnolia and Liriodendron with special reference to the behavior of the chromosomes, Beih. z. Bot. Centralbl., Bd. 11, 1902, S. 134) nichts bekannt.

Von der Gattung

Liriodendron

existiert zurzeit nur eine Art, das *L. tulipiferum* L., welches an der Westküste Nordamerikas, z. B. in Maryland und Virginien, wo ich es sah, zu den Riesen des Urwaldes gehört. Eine Varietät resp. Art derselben Pflanze wächst aber in China, was bei der großen Verbreitung, welche die Gattung früher, den fossilen Funden zufolge auch in Europa hatte, nicht zu auffallend ist.

Bei uns in Holland erreicht der Baum ebenfalls stattliche Dimensionen, blüht reichlich und bildet auch seine Früchte aus.

Von den Blumenblättern sind die 3 äußeren kelchartig zurückgebogen, die 6 inneren kronenartig, orangegelb, aufrecht. Zahlreiche

Stamina und verlängerte Blütenachsen mit einsamigen Schließfrüchten sind vorhanden. Der Baum erhält sein eigentümliches Gepräge durch die gestutzten, vierlappigen, lederartigen Blätter. Er blüht erst nach der Belaubung.

Illicieae.

Hierher gehören die Gattungen *Illicium*, *Drimys* und *Zygogynum*. Von diesen haben *Drimys* und *Zygogynum* Coniferenholz, insofern ihnen die Gefäße fehlen, und von beiden ist *Zygogynum* wohl die jüngste, da bei ihm die Fruchtblätter verwachsen, bei *Drimys* dagegen frei sind. *Illicium* hat hingegen gewöhnliches Dikotylenholz mit echten Gefäßen, so daß von den 3 Gattungen der *Illicieae*

Drimys

wohl am primitivsten ist. Von dieser Gattung sind etwa 10 Arten bekannt; von PARMENTIER sind aber — ohne Diagnosen — in seiner Histologie des Magnoliacées, in Giard. Bull. scient. de la France et de la Belgique, T. 27, 1896, p. 159—337, Pl. VIII—XI — zahlreiche neue Arten aufgestellt worden, von denen *Drimys Mülleri* und *Drimys vascularis* echte Gefäße haben sollen. Da die Diagnosen aber fehlen, bemerkt SOLEREDER, Ber. D. Bot. Ges., Bd. 17, 1899, S. 397 mit Recht: „so daß es sich vorläufig nicht entscheiden läßt, ob für *Drimys* das Fehlen der Gefäße wirklich nicht konstant ist, oder aber, ob jene Arten nicht zu *Drimys* gehören“.

Die geographische Verbreitung ist folgende: 4 in Neuholland, 2 in Neuseeland, je 1 in Neukaledonien, Neuguinea und Borneo.

Die *Drimys*-Arten sind immergrüne Bäume und Sträucher, mit multiovulaten, in Kreise gestellten Karpellen und vielblätteriger Blumenkrone. In der Jugend sind diese eingeschlossen, nach BAILLON in einen membranartigen, einblätterigen Sack, welcher bei anfangender Anthese in 2—4 bald abfallende unregelmäßige Lappen zerreißt. So ein sackförmiger Kelch kommt auch bei *Zygogynum* vor. Nach PRANTL besteht dieser Sack aus 2—4 verwachsenen Kelchblättern. Die Zahl der Karpelle ist sehr verschieden, sie wechselt zwischen 2 und vielen. Die Karpelle entwickeln sich zu vielsamigen, nicht aufspringenden, kleinen Beeren.

Die Blätter, welche durchsichtige Punkte enthalten, alternieren und entbeeren der Stipula. Die Blüten stehen einzeln oder meistens in Blütenständen in den oberen Blattachseln oder in den Achseln der vorjährigen Blätter. Während einige Arten hermaphrodite Blumen haben, gibt es bei anderen männliche und weibliche Blumen gesondert. Die bekannteste Art ist zweifellos

Drimys Winteri.

Ueber ihr Vorkommen sagt DUSÈN:

„Im Innern des Hafens von Puerto Angosto (Feuerland) kommt ein typischer, von *Drimys Winteri* FORST. und *Fagus betuloides* MIRB. zusammengesetzter Urwald vor, der in bezug auf die dichtstehenden Bäume, die herrschende Dunkelheit und die Menge von am Boden kreuz und quer liegenden, modernden Baumstämmen an die von mir gesehenen westafrikanischen Urwälder erinnerte, sich jedoch von ihnen dadurch unterscheidet, daß der Boden nicht nackt, sondern von einer vollständig

geschlossenen Decke von Lebermoosen überwachsen ist ... Die *Phanerogamen* sind in diesem Urwalde wenig zahlreich. Von Sträuchern kommen *Berberis ilicifolia* FORST., *Desfontainea spinosa* REMY (*Loganiaceae*) in voller Blüte und *Pernettya mucronata* GAUD. (*Ericaceae*) vor, zu denen man auch *Lebetanthus americanus* (*Epacrid*) ENDL. rechnen kann, übrigens war nur *Callixene marginata* JUSS (*Liliaceae*) zu finden. Die Farnkräuter dagegen waren zahlreich vertreten, hier und da bildete *Gleichenia acutifolia* Kolonien, und *Hymenophyllaceen* waren mehr oder weniger zahlreich in die Moosdecke eingewebt, unter ihnen das schöne *Hymenophyllum pectinatum* CAR. Die den Boden verbergende Moosdecke breitete sich über alle umgefallenen Baumstämme aus und reichte mehr oder weniger an den Baumstämmen empor, die übrigens von *Hymenophyllaceen*, *Grammitis australis* und dem hoch emporkletternden *Lebetanthus americanus* ENDL. (*Epacrideae*) bekleidet waren."



Fig. 268. Drimys. 1 D. Winteri, blühender Zweig nach PRANTL. 2 Idem, nach BAILLON. 3 Längsschnitt der Blüte, nach BAILLON. 4—6 Drimys spec., nach BAILLON. 4 Diagramm der Blüte. 5 Männliche Blüte. 6 Weibliche Blüte. 7 D. (Tasmannia) aromatica, Längsschnitt der Blüte, nach BAILLON.

Drimys Winteri war die erste *Angiosperme*, von welcher nachgewiesen wurde, daß sie mit den *Gymnospermen* darin übereinstimmt, daß ihr Holz nur aus Tracheiden bestehe (GÖPPERT, Ueber die anatomische Struktur einiger Magnoliaceen, Linnaea, Bd. 16, S. 130). Jedoch betonte GÖPPERT zumal den Unterschied zwischen dem Holze von *Drimys* und dem der *Gymnospermen* und sagt, daß eine wirkliche Uebereinstimmung des Holzes von *Drimys* und der *Gymnospermen* nicht bestehe. Hingegen betont W. EICHLER (Bemerkungen über die Struktur des Holzes von Drimys und Trochodendron, sowie über die systematische Stellung der letzteren Gattung, Flora, Bd. 22, 1864, S. 449) gerade die Uebereinstimmung. Ich entnehme STRASBURGERS Aufsatz „Die Samenanlage von Drimys Winteri und die Endospermbildung bei Angiospermen", Flora, Bd. 94, 1905, S. 214 folgende diesbezügliche Stelle. Es sei allerdings richtig, meinte er (EICHLER), daß eine Verwechslung beider Hölzer nicht möglich sei,

indem die abweichende Gestalt der Zellen der sekundären Markstrahlen, „welche bei *Drimys* stets in vertikaler, bei den *Coniferen* in horizontaler Richtung am meisten verlängert sind . . ., sowie die, wenn auch nicht in ihrem Wesen, so doch dem äußeren Ansehen nach bestehende Verschiedenheit der Tüpfel“, unmittelbar auffalle, doch stimme *Drimys* gerade in demjenigen Punkte mit den *Coniferen* überein, „den man für die letzteren als den einzigen oder doch den wesentlichsten Differenzialcharakter von den Laubhölzern betrachtet“, so „daß sich die Unterschiede nur auf Merkmale von untergeordneter Bedeutung beschränken“.

Wenn man *Drimys*-Holz auf Querschnitten betrachtet, so ist seine Aehnlichkeit mit *Coniferen*-Holz in der Tat auffällig. Sie erscheint wesentlich geringer an radialen Längsschnitten. Das Bild der verhältnismäßig kleinen, spaltenförmig ausmündenden, an breiteren Tracheiden

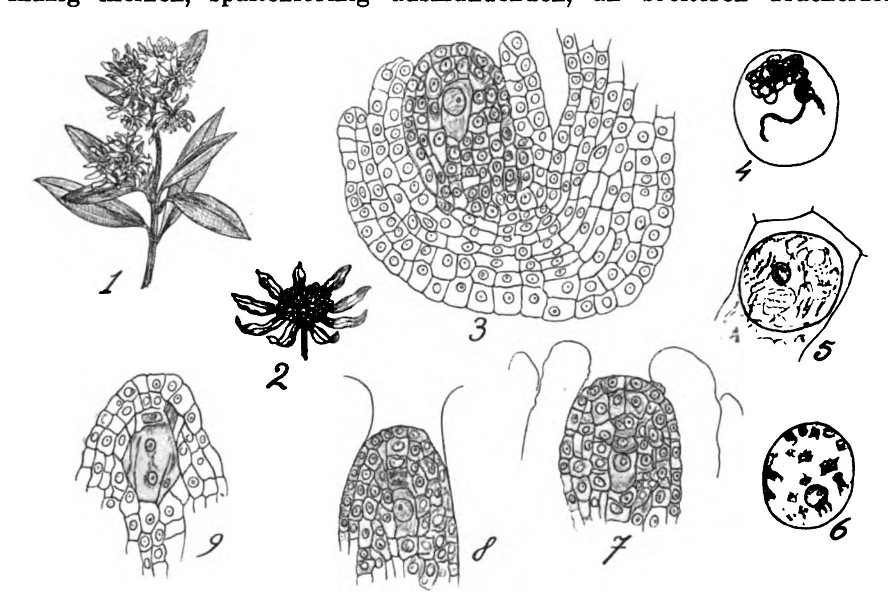


Fig. 269. Drimys. 1—2 D. (Tasmannia) aromatica, nach BAILLON. 1 Blütenzweig, 2 Blüte. 3—6 D. Winteri, nach STRASBURGER. 3 Ovulum, nach Bildung der Makrosporenmutterzelle. 4 Kern der Makrosporenmutterzelle in Synapsis. 5 Idem, die Trennung in Doppelfäden nach der Synapsis zeigend. 6 Dieselbe im Zustand der Diakinese. 7 Vollendete Teilung der Makrosporenmutterzelle. 8 Verdrängung der Schwesterzellen durch die Makrospore. 9 Erste Kernteilung in der Makrospore.

zweireihig angeordneten Hoftüpfel läßt sich noch unschwer an *Araucarien*-Struktur anknüpfen, sagt STRASBURGER, nicht so hingegen die Markstrahlen die durchaus dikotylen Aufbau zeigen. In ihrer Wandverdickung, der Sonderung in stehende und liegende Zellen, einer Einschränkung der ersteren auf die Ränder einschichtiger Markstrahlen und ihrer Ausbildung auch auf den Seiten mehrschichtiger Markstrahlen, weichen die Markstrahlen von *Drimys* von jenen aller *Gymnospermen* ab, bieten dagegen Uebereinstimmungen mit zahlreichen dikotylen Hölzern. STRASBURGER hat den Bau des *Drimys*-Holzes in seinem Buche „Ueber den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen“ eingehend behandelt, und dort auch darauf hingewiesen, daß die Siebröhren von *Drimys* wie bei allen *Angiospermen* mit Geleit-

zellen versehen sind, während letztere, soweit bekannt, allen *Gymnospermen* und auch Gefäßkryptogamen abgehen. Die Allgemeinheit der Erscheinung verleiht ihr eine prinzipielle Bedeutung. STRASBURGER schließt denn auch: „Es liegt mir ferne zu behaupten, daß der tracheidale Aufbau des Holzes von *Drimys*, von *Trochodendron* und von *Tetracentron* nicht einen erhalten gebliebenen Rest von früheren gymnospermen Vorfahren bedeute, doch muß ich betonen, daß im übrigen eine große Lücke die beiderseitigen Stammstrukturen trennt."

Sehr erwünscht war es nun natürlich, die Entwickelung des Embryosackes zu studieren, wozu STRASBURGER Mitte April 1904 das Material an einem reichlich blühenden Exemplare von *Drimys Winteri* im botanischen Garten zu Lissabon einsammelte.

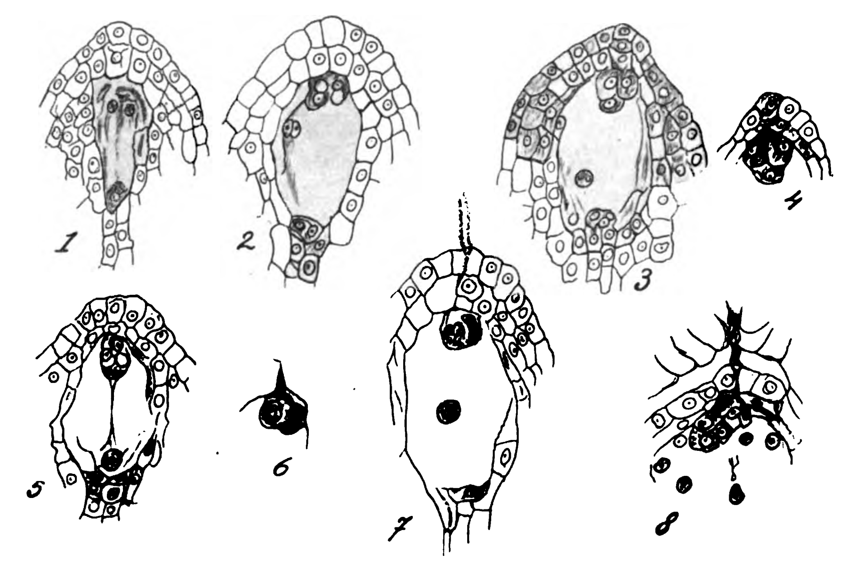


Fig. 270. Drimys Winteri, nach STRASBURGER. Keimung der Makrospore. 1 Vierkernig. 2 Fertig, die Polkerne in Berührung, Eiapparat in Seitenansicht. 3 Idem, Eiapparat in Frontansicht. 4 Eiapparat. 5 Polkerne verschmolzen, Eiapparat in Frontansicht. 6 Befruchtung, am Eikern ein Spermakern, Synergide desorganisiert. 7 Doppelte Befruchtung, neben dem Eikern und dem sekundären Embryosackkern je ein Spermakern, an dem kleineren Nucleolus kenntlich. 8 Mehrzelliger Embryo und Endospermkerne im oberen Teile des Embryosacks.

Das Resultat war enttäuschend. STRASBURGER sagt darüber: „Ein die *Magnoliaceen* mit den *Gymnospermen* verknüpfendes Zwischenglied war auch den Entwickelungsvorgängen nicht abzugewinnen, die sich in den Samenanlagen von *Drimys* abspielen. Es zeigte *Drimys* vielmehr ein so ausgeprägt angiospermes Verhalten, daß die etwaige Aussicht, andere Pflanzen derselben Familie oder nah verwandter Familien könnten die erwünschten Uebergänge aufweisen, dadurch recht schwach geworden ist." Das stimmt in der Tat, denn die Entwickelung des Embryosacks von *Drimys* verläuft in geradezu schematisch angiospermer Weise. Zunächst Bildung von 2 Kernen aus dem Makrosporenukleus, dann 4, 8; Bildung von 1 Eizelle, 2 Energiden, 2 Polkernen, 3 Antipoden. Verschmelzung der beiden Polkerne, ja sogar doppelte Befruchtung! Trotzdem schließt STRASBURGER: „Die Bemühungen H. HALLIERS, den Anschluß

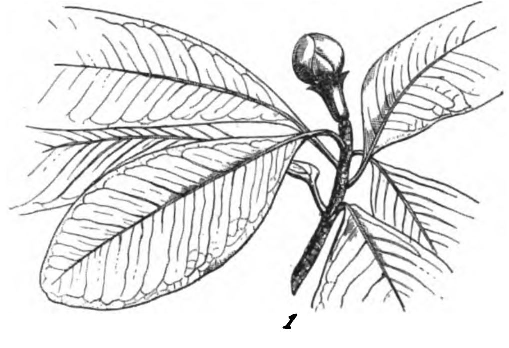
zwischen *Angiospermen* und *Gymnospermen* bei den *Magnoliaceen* zu finden, können trotz der fortbestehenden weiten Lücke, die auch diese Arbeit nicht zu vermindern vermochte, auf weitere Zuneigung der inneren Morphologen rechnen."

Das andere Genus der *Illicieae* mit *Coniferen*-Holz ist

Zygogynum.

Wie der Name schon andeutet, sind bei dieser Gattung die Fruchtknoten unter sich verwachsen. Sie sind zahlreich, mit kurzen Griffeln und kopfigen Narben versehen und wie die von *Drimys* multiovulat und im Kreise angeordnet. Die Staubblätter sind zahlreich, die Blüte ist hermaphrodit, mit nur wenigen ungleichen, hohlen Kronenblättern und becherförmigem Kelche.

Es ist nur eine Art bekannt, nämlich *Z. pomiferum* Baillon aus Neukaledonien, ein Strauch mit einzelnen endständigen Blüten und am Grunde gegliedertem Blütenstiel.



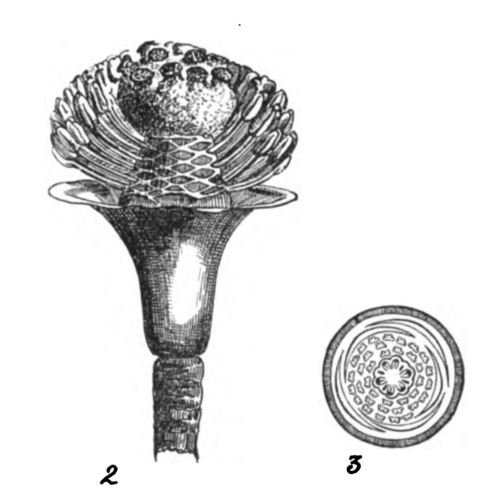


Fig. 271. Zygogynum pomiferum Baill., nach Baillon. 1 Blühender Zweig. 2 Blüte nach Entfernung des Perianths. 3 Diagramm.

Das letzte Genus der *Illicieae*,

Illicium,

hat normales Dikotylenholz mit Gefäßen. Die Blüten sind regelmäßig und hermaphrodit. Auf einem schwach konvexen Receptaculum sind von oben nach unten Perianth, Androeceum und Gynoeceum inseriert, ein jedes aus einer unbestimmten Zahl von Gliedern zusammengestellt, und alle spiralig mit Ausnahme der Karpelle, welche in einem einzigen Kreise stehen. Die Antheren springen intrors auf, ihre Filamente sind etwas fleischig, nicht mehr so blattartig wie bei *Magnolia*. Die Perianthblätter sind vorwiegend kronenartig, die äußeren jedoch etwas kürzer und breiter, also etwas mehr kelchartig. Die Farbe ist bei den verschiedenen Arten verschieden. Die Karpelle sind uniovulat und sternförmig angeordnet, daher der Name Sternanis für eine der Arten. Der Embryo ist klein und liegt am Ende des großen Endosperms. Es sind 8—20 Fruchtknoten vorhanden. Die *Illicia* sind Bäume

oder Sträucher mit einfachen, alternierenden, der Stipeln entbehrenden Blättern und einzelnen axillären Blüten oder kleinen cymösen Infloreszenzen in den Achseln der Blätter oder am Ende der Zweige. Die etwa 7 Arten sind wie folgt verbreitet: zwei im südlichen, atlantischen Nordamerika, zwei in Vorderindien, drei in China und Japan.



Fig. 272. **Illicium floridanum.** Blühender Zweig, nach BAILLON.

Wir haben auch hier mit einem Genus zu tun, das früher weiter verbreitet war, wie Funde aus dem Tertiär von England und aus dem Pliozän Australiens beweisen, *Illicium anisatum* L. aus China liefert den Sternanis oder Badian, aus welchem die Anisette gemacht wird. Das nahe verwandte *I. religiosum*, dessen Rinde zu Weihrauch verwendet wird, hat giftige Früchte, während die amerikanischen Arten, *I. floridanum* ELLIS und *I. parviflorum*, nach BAILLON: „pourraient, sans inconvénient, être substitués au produit chinois“.



Fig. 273. **Illicium**, nach BAILLON, ausgenommen Fig. 4, nach PRANTL. 1—6 **I. anisatum.** 7—10 **I. parviflorum.** 1 Blüte. 2 Gynoeceum. 3 Aufgesprungene Frucht. 4 Längsschnitt eines Karpells. 5 Same. 6 Längsschnitt desselben. 7 Blüte. 8 Eine solche längsdurchschnitten. 9 Blütenzweig. 10 Diagramm der Blüte.

Die Stellung der vielfach zu den *Magnoliaceen* gerechneten

Tetracentreae

ist meines Erachtens noch sehr zweifelhaft. Es gehört hierher nur eine Gattung *Tetracentron,* ein chinesischer Baum mit rein vierzähligen hermaphroditen Blüten, nämlich einem vierblätterigen Perianth, vier Staubblättern und vier mit letzteren alternierenden, unten miteinander verbundenen pauciovulaten Karpellen.

Die Blätter sind alternierend, 5–7-nervig, und die Blüten, welche fadenförmige Stamina haben, stehen in langen gestielten Aehren, was sehr wenig *Magnoliaceen*-artig ist. Von HALLIER werden sie denn auch in neuerer Zeit (*Juliana*-Aufsatz) zu den *Hamamelinen* gerechnet, wozu er dann auch *Trochodendron* bringt. Ueberhaupt hat man oft gewisse Genera das eine Mal den *Magnoliaceen*, das andere Mal den *Hamamelinen* zugerechnet. So bringt SOLEREDER[1]) die bis dahin zu den *Trochodendraceen* gerechneten Genera *Eucommia* und *Cercidiphyllum* zu den *Hamamelideen*, und HALLIER stellte damals die Genera *Trochodendron* und *Tetracentron*, welche er jetzt den *Hamamelideen* zurechnet, zu den *Illicieen*. Das alles will eigentlich nur besagen, daß sowohl SOLEREDER wie HALLIER die *Hamamelinen* mittels *Cercidiphyllum*, *Eucommia*, *Euptelea*, *Trochodendron* und *Tetracentron* mit den *Anonales* in Verbindung bringen wollen. Ob das berechtigt ist, ist aber, wie so vieles in der Systematik der *Angiospermen*, noch sehr fraglich, und wir kommen auf diese Frage später zurück.

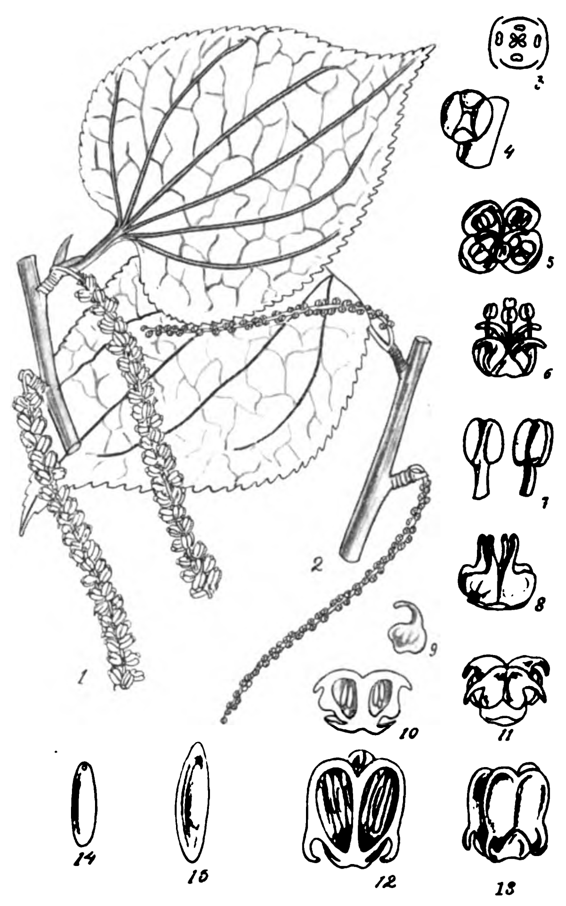


Fig. 274. Tetracentron, nach OLIVER. Tafel 1892 in HOOKER, Icones. 1, 2 Infloreszenzen. 3 Blütendiagramm. 4 Knospe. 5 Blüte von oben. 6 Blüte von der Seite. 7 Stamina. 8 Gynoeceum. 9 Karpell. 10, 12 Längsschnitte der in Fig. 11 und 13 abgebildeten Gynoeceen. 14 Samen. 15 Selbiger im Längsschnitt.

1) Ber. der Bot. Ges., Bd. 17.

Die letzte Gruppe der *Magnoliaceae* ist die der

Schizandreae.

Die hierher gehörigen Pflanzen sind sämtlich Lianen mit unisexuellen, d. h. ♂ und ♀ Blüten. Die Blütenachse ist zunächst kurz und bleibt so oder verlängert sich wie die der *Magnolieae*, in welchem Falle die spiralige Anordnung der Teile deutlich wird. Die Früchte werden fleischig, die Karpelle sind biovulat und springen nicht auf. BAILLON meint, es gehöre hierher nur eine Gattung, *Schizandra*. *Kadsura* betrachtet er als ein Synonym derselben. In der Tat sind die Unterschiede gering, bei *Schizandra* streckt sich die Blütenachse nachträglich,

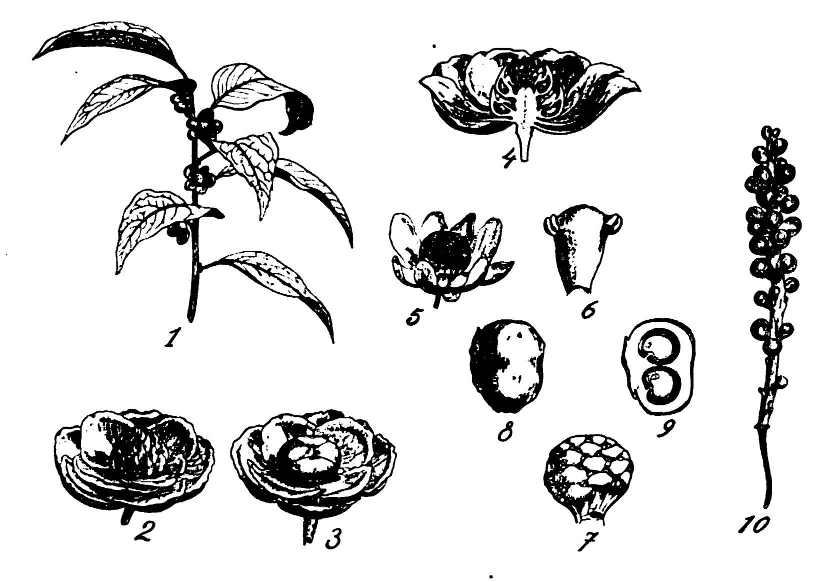
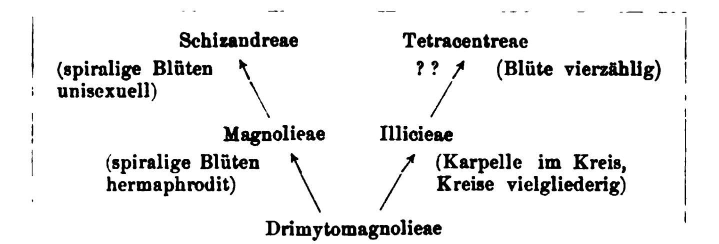


Fig. 275. Schizandra spec., nach BAILLON. 1 Männlicher Blütenzweig. 2 Weibliche Blüte. 3 Männliche Blüte. 4 Längsschnitt einer weiblichen Blüte. 5 Männliche Blüte. 6 Stamen. 7 Androeceum. 8 Karpell. 9 Längsschnitt eines solchen. 10 Zusammengesetzte Frucht, nach der Streckung der Blütenachse.

bei *Kadsura* bleiben die Früchte in kurzen Köpfchen gedrängt. Da überdies die Verbreitungsgebiete übereinandergreifen, indem *Kadsura* im tropischen Asien und Japan, *Schizandra* außer im atlantischen Nordamerika auch im Himalaya, tropischen Asien, Japan und China vorkommt, so ist die Meinung BAILLONS sehr plausibel. Will man aber lieber die beiden Gattungen aufrecht erhalten, so habe ich nichts dagegen.

Die *Schizandreae* nähern sich also durch die spiralige Anordnung ihrer Teile am meisten den *Magnolieen*, weichen aber durch die unisexuellen Blüten, welche sich aber auch bei *Illicieen* (*Drimys*-Arten) finden, sowie durch ihre Lianennatur von den *Magnolieen* ab. Jedenfalls scheint mir folgende Anordnung der meistens zu den *Magnoliaceen* gestellten Gruppen die wahrscheinlichste:



Wir sahen schon, daß von HALLIER in jüngster Zeit die *Tetracentreae* den *Hamamelideen* zugerechnet werden, und überhaupt ist Neigung vorhanden, die *Hamamelideen* mit *Polycarpiceen* in Verbindung zu bringen, sei es, daß man mit SOLEREDER aus den *Tetracentreae* die *Trochodendraceae* und aus diesen die *Hamamelideae* hervorgehen läßt, die *Polycarpicae* also als Ahnen der *Hamamelideen* auffaßt oder aber umgekehrt mit v. WETTSTEIN (l. c. S. 240) meint, daß die *Polycarpicae* von *Hamamelideen*-artigen Formen abzuleiten sind. Die Auffassung SOLEREDERS läßt sich also in dieser Weise in ein Schema bringen.



Fig. 276. Kadsura scandens, nach BLUME. 1 Zweig mit Frucht und Blüten. 2 Stammstück mit Blüte.

Hamamelinen

↗

Trochodendraceae

↗

Schizandreae | Tetracentreae

Magnolieae | Illicieae

Magnoliaceae

Betrachten wir also zunächst die Familie der

Trochodendraceae,

wozu ich dann mit Solereder die beiden des Perianths entbehrenden Gattungen *Trochodendron* und *Euptelea* rechne. Von diesen hat

Trochodendron

keine Gefäße, sondern sogenanntes *Coniferen*-Holz. Solereder charakterisiert die Gattung folgendermaßen:

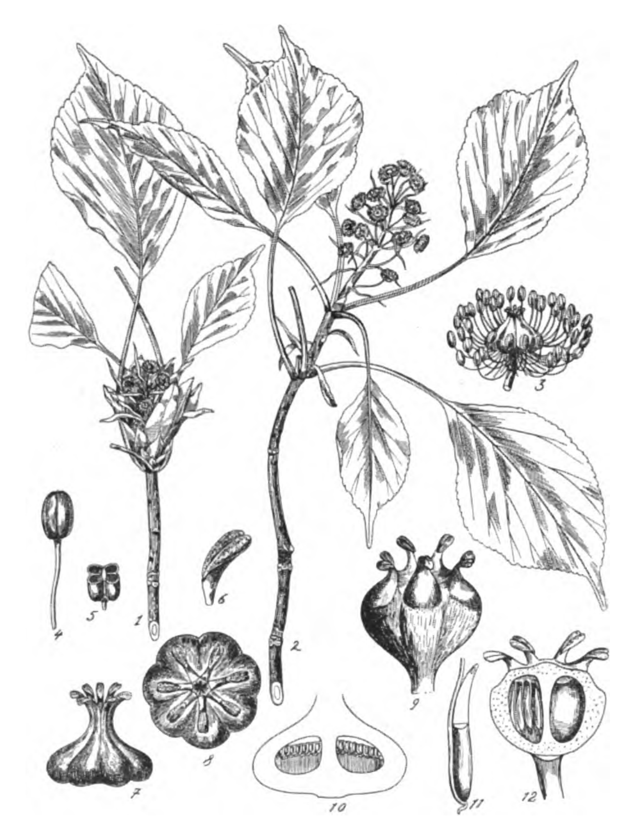


Fig. 277. Trochodendron aralioides, nach v. Liebold. 1—2 Blühende Zweige. 3 Blüte. 4, 5 Stamina. 6 Narbe. 7—10, 12 Gynoecium. 11 Same, am mikropylären Ende halbiert.

„Blüten hermaphrodit in endständigen (?) traubenförmigen Infloreszenzen. Staubgefäße zahlreich, mit stumpfen Antheren. Fruchtblätter zahlreich in einem Kreis gestellt, sitzend und an der Basis kurz verbunden. Samenanlagen viele. Frucht steinfrucht- oder balgfruchtähnlich (?), Samen mit kleinem Embryo."

Es gehört hierher nur eine Art: *T. aralioides*, ein Baum aus Japan.

Die Gattung

Euptelea

wird von SOLEREDER wie folgt charakterisiert: „Blüten diklin, zu mehreren aus einer Knospe hervorgehend, seitenständig. Männliche Blüten gestielt, mit zahlreichen Staubgefäßen und mehreren freien Karpellrudimenten. Antheren bespitzt, weibliche Blüten gestielt, mit zahlreichen gestielten und charakteristisch gestalteten freien Karpellen. Samenanlagen einzeln oder wenige. Frucht eine Samara. Same mit kleinem Embryo.“ Hierher gehören zwei oder drei Arten aus Japan und Thibet bis Bengalen.



Fig. 278. Euptelea, nach SIEBOLD. 1 Blühender Zweig. 2 Blatt. 3 Zweig mit Blättern.

So wie bei *Trochodendron*, fehlt *Euptelea* jede Spur eines Perianths. Es sind Bäume mit schuppigem Knospenschutz und abfallenden alternierenden Blättern ohne Stipulae. BAILLON rechnet sowohl *Trochodendron* wie *Euptelea* zu den „Hamamélées parmi les Saxifragées“, und bringt sie also unter die *Rosales*. Es ist in der Tat nicht zu leugnen, daß die *Hamamelideen* gewisse Aehnlichkeiten mit den *Rosales* haben, welche jedoch nach v. WETTSTEIN „eher darauf zurückzuführen sein dürften, daß die letzteren ebenso wie die *Polycarpicae* von *hamamelideen*-artigen Formen abzuleiten sind“.

Wir haben also von den *Anonales* die *Magnoliaceae* und *Trochodendraceae* behandelt. Unter den übrigen *Anonales* gibt es noch 3 Familien,

bei denen die Blütenhülle noch hypogyn ist, nämlich bei den *Anonaceen* (mit Ausnahme von *Eupomatia*), den *Myristicaceen* und den *Canellaceen*. Mit diesen wollen wir also anfangen, sie bilden mit den *Magnoliaceen* und *Trochodendraceen* die Unterreihe der *Magnoliineae*.

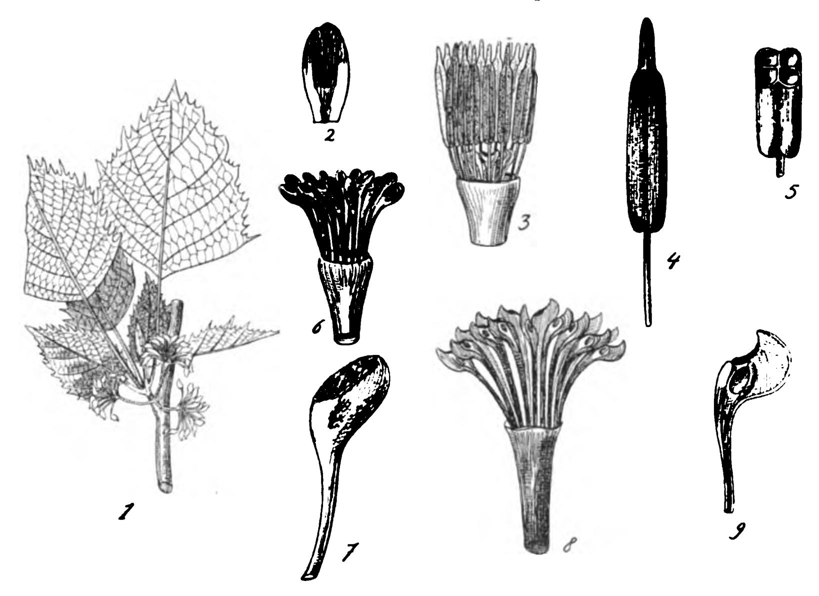


Fig. 279. Eupteleа, nach SIEBOLD. 1 Fruchtzweig. 2 Androeceum und ein Blumenblatt. 3 Androeceum. 4 Stamen. 5 Anthere quer durchschnitten. 6 Gynoeceum. 7 Junges Karpell mit Narbe. 8 Fruchtstand. 9 Reifes Karpell mit Samen.

Beginnen wir mit den

Anonaceae,

von denen PRANTL sagt: „Am nächsten verwandt sind sie mit den *Magnoliaceen,* von denen sie durchgreifend nur durch das zerklüftete Nährgewebe geschieden werden; im Blütenbau stimmen sie mit den *Magnolieen,* in der mangelnden Ausbildung des Blattgrundes mit den übrigen Tribus derselben überein, teilen mit ihnen auch den Oelgehalt.“

Ueber die anatomischen Verhältnisse sagt SOLEREDER: „Für die Erkennung der Familienzugehörigkeit sind folgende anatomische Merkmale von größtem Werte: das konstante Vorkommen von Sekretzellen im Blattparenchym; das fast überall verbreitete Auftreten von Kristallen oder Drüsen in der Blattepidermis; die Spaltöffnungsapparate mit ihren zum Spalte parallel gerichteten Nebenzellen; die einfachen Gefäßdurchbrechungen, die Schichtung des Holzes durch tangentiale Binden aus Holzparenchym, das häufige Vorkommen von Steinzellendiaphragmen im Marke (Ausnahme *Eupomatia*), die Schichtung des Bastes in Hart- und Weichbast (Ausnahme *Eupomatia*), das Fehlen der Außendrüsen“. (Für weiteres siehe SOLEREDER, S. 40.)

WETTSTEIN charakterisiert die Familie in folgender Weise: „Holzpflanzen mit ungeteilten, nebenblattlosen Blättern und zwitterigen, seltener eingeschlechtlichen Blüten. Perianth nur selten fehlend, meist aus ein- bis dreizähligen Wirteln gebildet, deren äußere oft kelchartig sind.

Kelchähnliche Hochblätter hier und da vorhanden. Stamina sechs bis viele. Fruchtknoten oberständig, nur selten in der ausgehöhlten Blütenachse eingeschlossen (*Eupomatia*), in der Zahl sehr wechselnd, ein bis viele, vollkommen frei oder (selten) vereint. Früchte Balgkapseln, Schließfrüchte oder Beeren, in den beiden letzteren Fällen oft zu Sammelfrüchten zusammenschließend oder in fleischige Gewebe, an deren Bildung die Blütenachse beteiligt ist, eingebettet. Samen mit ruminiertem Endosperm, manchmal mit Arillus. Selbstbefruchtung häufig."

Es gehören hierher die Gattungen: *Alphonsea, Bocagea, Mezzettia, Clathrospermum, Kingstonia, Oxandra, Sageraea, Miliusa, Uvaria, Ellipeia, Tetrapetalum, Stelechocarpus, Asimina, Porcelia, Sphaerothalamus, Guatteria, Cleistochlamys, Cardiopetalum, Duguetia, Anaxagorea, Trigyneia, Cymbopetalum, Enantia, Unona, Cananga, Polyalthia, Disepalum, Ararocarpus, Oxymitra, Melodorum, Piptostigma, Phaeanthus, Heteropetalum, Atrutregia, Mitrephora, Popouria, Orophea, Rauwenhoffia, Xylopia, Hexalobus, Cyathocalyx, Artrobotrys, Anona, Rollinia, Monodora* und *Eupomatia,* welche in 8 Untergruppen eingeteilt werden, von deren jeder ich ein Beispiel besprechen werde.



Fig. 280. Sageraea. 1 S. cauliflora, nach KOORDERS, unterer Teil des Stammes. 2 S. spec., nach BAILLON, Blüte.

Die Gruppe der

Miliuseae

hat Blüten, bei denen der Kelch meistens nur aus einem, die Krone aus zwei Quirlen besteht, Ausnahme nur *Miliusa*, bei der gerade der entgegengesetzte Fall vorkommt. Die Staubfäden sind nicht über der Anthere verbreitert, die Früchte stets frei, die Haare einfach.

Als Beispiel mag

Sageraea DALZ

herangezogen werden, welche 3—6 Fruchtknoten besitzt und ihrer Cauliflorie wegen interessant ist. Darüber sagt KOORDERS (Ann. d. Jard. bot. de Buitenzorg, T. 18, 1902, p. 87): „*Sageraea cauliflora* SCHEFF.,

eine biologisch höchst interessante, cauliflore *Anonacee*, ist im botanischen Garten von Buitenzorg durch einen prachtvollen, etwa 15 m hohen Baum vertreten. Der hier abgebildete Stammfuß gehört dieser Pflanze an ... In der Fruchtzeit bietet diese Spezies einen höchst eigentümlichen Anblick dar. Der Stammfuß ist dann umgeben von den dichtgedrängt sitzenden, graubraunen, faustgroßen Früchten. Einige Früchte sind halb oder ganz unterirdisch. Bis auf einige Meter oberhalb des Bodens ist der Stamm astlos und trägt auf zerstreuten Wülsten die männlichen Blüten."

Bei dieser Art haben wir also eine ganz eigentümliche Arbeitsteilung. Die laubtragenden Zweige sind vollständig blütenlos, die männliche Blüten stehen am nackten Stamme, und die weiblichen sind auf den Stammfuß beschränkt; es war BURCK, der zuerst auf diese eigentümliche Verteilung aufmerksam machte.

Die Art wurde von SCHEFFER nach demselben Exemplare in Ann. d. Jard. bot. de Buitenzorg, II, p. 5 beschrieben. Sie war von TEYSMAN aus den Lampongs, Südsumatra, eingeführt worden. Früchte hatte sie damals noch nicht produziert. Die Blüten sind „pourpre clair grisâtre".



Fig. 281. Uvaria narum, nach RHEEDE, Hortus Malabaricus II, Tab. 10. 1 Zweig mit Blüten und Früchten. 2 Aufgesprungene Frucht und Samen.

Die Gruppe der

Uvarieae

hat Blumen, deren Blätter in 3 Quirlen stehen, mit getrennten Fruchtknoten und zahlreichen Staubblättern, welche im Gegensatz zu denen der *Miliuseae* über der Anthere breiter als diese sind, während wenigstens die äußeren Kronenblätter dachig sind und ausgebreitet oder etwas aufrecht stehen.

Als Beispiel mag

Uvaria

gelten, eine Gattung mit etwa 60 Arten, welche meistens im malayischen Gebiet vorkommen, jedoch ebenfalls auf dem tropisch-ostasiatischen

Festlande, in Vorderindien, auf Madagaskar, in Westafrika und im tropischen Ostaustralien zu Hause sind.

Die *Uvarien* sind meistens schlingende Sträucher, welche mehr oder minder dicht mit Büschelhaaren bekleidet sind. Die Blüten stehen einzeln oder zu wenigen, endständig oder übergipfelt, selten axillär, und bringen gestielte, vielsamige, oft eingeschnürte oder einsamige Beeren.

Die Gruppe der

Unoneae

unterscheidet sich von derjenigen der *Uvarieae* durch die klappige Lage der Kronenblätter; die Kronenblätter sind ebensowenig wie bei den Gruppen der *Melodoreae* und *Mitrephoreae* über dem hohlen Grunde eingeschnürt. Sie sind bei dieser Gruppe ungefähr gleichgroß, ausgebreitet oder etwas zusammenneigend, die Staubblätter sind zahlreich, die Haare einfach.



Fig. 282. Unona spec. nov. BURCK, von Riouw. 1 Die Blüte mit den verwachsenen Kronenblättern. 2 Dieselbe nach dem Abfallen der Krone. 4 Frucht von Unona discolor VAHL, nach BAILLON. 3 Längsschnitt durch einen Teil derselben, das ruminierte Endosperm zeigend, nach BAILLON. 5 Anthere derselben, nach BAILLON. 6—8 Unona dasymaschala, nach BLUME. 6 Samen, 7 ein solcher halbiert, 8 Zweig mit Blüten und Früchten.

Als Beispiel mag

Unona

gelten. Dies sind Bäume oder Schlingsträucher mit einzelnen, großen, achselständigen oder endständig übergipfelten Blüten. Fruchtknoten zuweilen wenige oder nur 1, Griffel zurückgekrümmt, mit kopfiger Narbe. Die Beere ist meist gestielt, häufig eingeschnürt. Es gibt etwa 40 Arten, die meisten im tropischen Asien, 1 im tropischen Ostaustralien, 5 im tropischen Afrika. Der Sektion *Dasymaschala* fehlen die inneren Kronenblätter. Mehrere Arten dieser Sektion sind interessant durch den Umstand, daß sie auf Selbstbefruchtung angewiesen sind, wie BURCK (Ueber

Kleistogamie im weiteren Sinne und das KNIGHT-DARWINsche Gesetz, Ann. d. Jard. bot. Buitenzorg, VIII, p. 134) nachwies.

Er behandelt 3 Arten, *U. coelophlaea* SCHEFF., *U. dasymaschala* BL. und *U. spec. nova* von Riouw. Es sind bei allen dreien 3 von den 6 Blütenblättern gänzlich verkümmert, die 3 übrigen aber derart seitlich miteinander verbunden, daß sie nicht eine einzige Naht oder Spalte offenlassen.

Am vollkommensten geschieht dies bei der Art, welche wir jetzt besprechen wollen, einer Art, die BURCK *U. spec. nova* von Riouw nennt. Bei den beiden anderen obengenannten Arten sieht man die Blumenblätter unten zuweilen ein wenig auseinanderweichen, wenn die Zeit kommt, wo die Krone abfällt.

Bei dieser Riouw-Art geschieht dies nie. Die unten konkaven, orangefarbigen Blumenblätter bilden eine dichtschließende Kappe über den Geschlechtsorganen. Ihre Nägel biegen sich stark nach innen und sind unten an den kegelförmigen Torus in der Art befestigt, daß die Staubgefäße, wenn die Krone abfällt — und dies geschieht, sobald die Blüte ausgewachsen ist und die Staubbeutel aufgesprungen sind — gleichzeitig mitgenommen werden.

Der lose, aus seitwärts befindlichen Staubfächern nach außen gelangende Blütenstaub kommt bei seinem Niederfallen notwendig in Berührung mit den feuchten und sehr papillösen Narben, die obendrein noch alle nach außen gebogen sind, um desto besser mit dem Pollen in Kontakt zu kommen.

Nach dem Abfallen der Krone ist die Blüte sehr unscheinbar, hat auch keinen Honig und übt also wohl keinerlei Anziehung auf Insekten aus. Es liegt eben, wie BURCK wohl mit Recht betont, ein Funktionswechsel vor, eine früher auf Insektenbestäubung angewiesene Blüte — das zeigt die hübsche Farbe und der angenehme Geruch der Krone — ist autogam geworden.

Die Gruppe der

Melodoreae

unterscheidet sich von der vorangehenden dadurch, daß alle oder nur die inneren Perianthblätter aufrecht stehen, mit den Flächen aufeinanderliegend.

Als Beispiel mag

Oxymitra

dienen. Diese Gattung, in welche PRANTL *Goniothalamus* BL. und *Richelia* A. GRAY einschließt, besteht aus etwa 50 Arten, die meisten in dem vorderindischen und malayischen Gebiet, eine in Afrika, eine in Neukaledonien. Es sind Bäume oder Sträucher, zuweilen schlingend, mit achselständigen oder endständigen, einzelnen, großen Blüten.

Ueber die Blüte sagt BURCK, daß sie als Beispiel für den Bau vieler anderer *Anonaceen* dienen kann, er wählt aber eine Art, bei der das Schließen der Blüte am vollkommensten eingetreten ist.

„Wie bei *Artrabotrys*", sagt er, „sind es auch hier wieder die 3 inneren Blütenblätter, welche die Geschlechtsorgane bedecken. Sie sind in ihrer Ausdehnung stark reduziert und zu einer Kappe von sehr fester, mehr oder weniger holziger Struktur miteinander verwachsen. Die Nägel dieser Kappe sind nach innen gebogen und schließen genau an dem Staminalzylinder an. Wie die Fig. 283, 7, 8 zeigen, läßt die Kappe



drei Tore offen, durch welche Insekten nach innen gelangen könnten, wenn sie nicht genau und sehr fest durch die 3 äußeren Blütenblätter verschlossen würden. Letztere wachsen nach dem Aufblühen sehr stark in die Länge und Breite, während die Farbe allmählich schöner wird. Man möchte sagen, daß die Blüte das Bestreben habe, mehr in die Augen zu fallen, in dem Maße, wie die Staubgefäße und Pistille ihrer Reife entgegen gehen. Die Blüte öffnet sich aber nie, indem nämlich die Kronenblätter niemals auseinanderweichen. Die durch die inneren Blütenblätter gebildete Kappe fällt zugleich mit den äußeren ab. Wäre dies nicht der Fall, so könnte man noch denken, daß schließlich durch das Abfallen der äußeren Blütenblätter die Tore für die Besucher geöffnet würden.

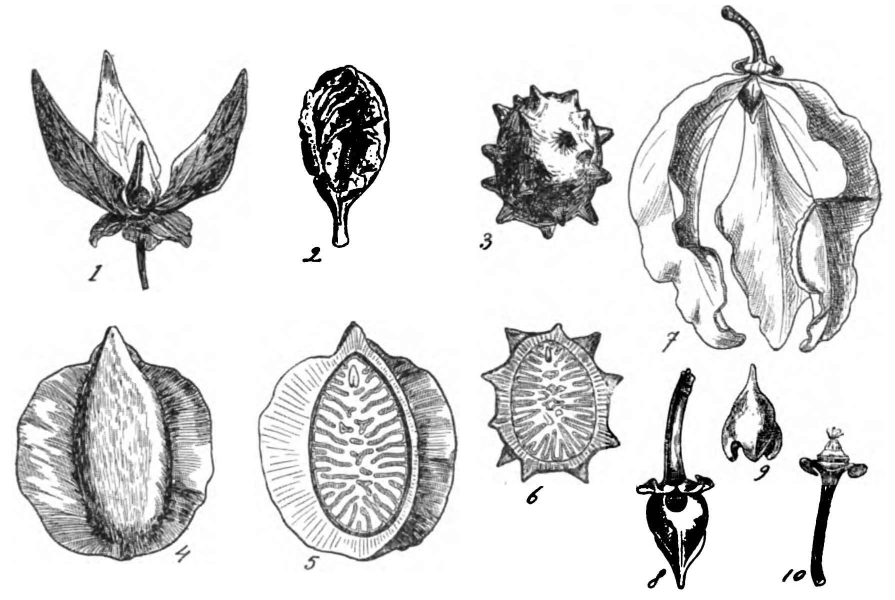


Fig. 283. Oxymitra (incl. Goniothalamus). 1—6 Oxymitra Gardneri (Hook et Thoms.), nach Baillon. 1 Blüte. 2 Karpell. 4, 5 Samen. 3, 6 Samen von Oxymitra spec. 7—10 Oxymitra (Goniothalamus) gigantea (Hook et Thoms.), nach Burck. 7 Blüte in der Seitenansicht. 9 Innere Perianthblätter. 8 Die Blüte nach Entfernung der äußeren Perianthblätter. 10 Die Blüte nach dem Abfallen des Perianths und der Staubgefäße.

Aber dem ist nicht so. Wiederholt habe ich bei ausgewachsenen Blüten durch ein sachtes Tupfen an den Blütenstiel die Kronenblätter und Staubgefäße zugleich zum Abfallen gebracht, und stets konnte ich dabei wahrnehmen, wie vollkommen die vorliegende Art der Bestäubung war. Außer daß der lose Blütenstaub massenhaft auf den Narben abgesetzt wurde, sah ich sehr häufig noch ganze Staubbeutel daran kleben."

Die Gruppe der

Mitrephoreae

unterscheidet sich von den beiden vorigen durch die meistens gestielten inneren Kronenblätter, welche sich oben mit den Rändern berühren oder unten verklebt sind. Bisweilen sind die Staubblätter auf wenige reduziert. Die Blüten sind klein, die Fruchtblätter frei.

Als Beispiel mag

Mitrephora

dienen. Die *Mitrephorae* sind Bäume oder Sträucher mit dicken Blättern und einzelstehenden Blüten oder mit endständig übergipfelten Blütenständen.

Die Fruchtknoten sind zahlreich, die Griffel länglich, und es bilden sich ein- bis mehrsamige Beeren.

Es sind etwa 19 Arten im tropischen Asien, speziell im malayischen Gebiet vorhanden.



Fig. 284. Mitrephora (Uvaria humilis Bl.), nach Blume. 1 Zweig mit Blüten und Früchten. 2 Blüte. 3 Dieselbe nach Entfernung der inneren Perianthblätter. 4 Stamina. 5 Gynoeceum und Kelch. 6 Frucht. 7 Same.

Die Gruppe der

Xylopieae

unterscheidet sich von den 3 vorangehenden dadurch, daß die unten hohlen Kronenblätter höher hinauf mehr oder weniger eingeschnürt und wieder ausgebreitet (vergl. Fig. 285, 1 von *Cyathocalyx*) oder seitlich zusammengedrückt sind (vergl. Fig. 285, 9 von *Xylopia*).

Sowohl *Xylopia* wie *Cyathocalyx* sind Bäume oder Sträucher. Erstere, etwa 60 Arten umfassende Gattung hat eine sehr große Verbreitung:

Vorderindien, Malayischer Archipel, Neukaledonien, Mexiko, Westindien bis Brasilien, tropisches Westafrika und Madagaskar; letztere, nur etwa 9 Arten umfassende Gattung ist auf Vorderindien und den malayischen Archipel beschränkt.

Bei der ebenfalls zu dieser Gruppe gehörigen Gattung *Artabotrys*, welche nur schlingende Sträucher umfaßt, ist es interessant, daß die Blüten einzeln oder in Gruppen auf der konvexen Seite dicker hakenförmiger Zweige stehen.

Die eigentümliche Hakenbildung wurde von TREUB (Ann. d. Jard. Bot. Buitenzorg, III, p. 58) beschrieben.

A. odoratissimum bildet lange Triebe, an denen die Blätter dreizeilig stehen. Diese Blätter sind klein, fast rudimentär und fallen sehr bald

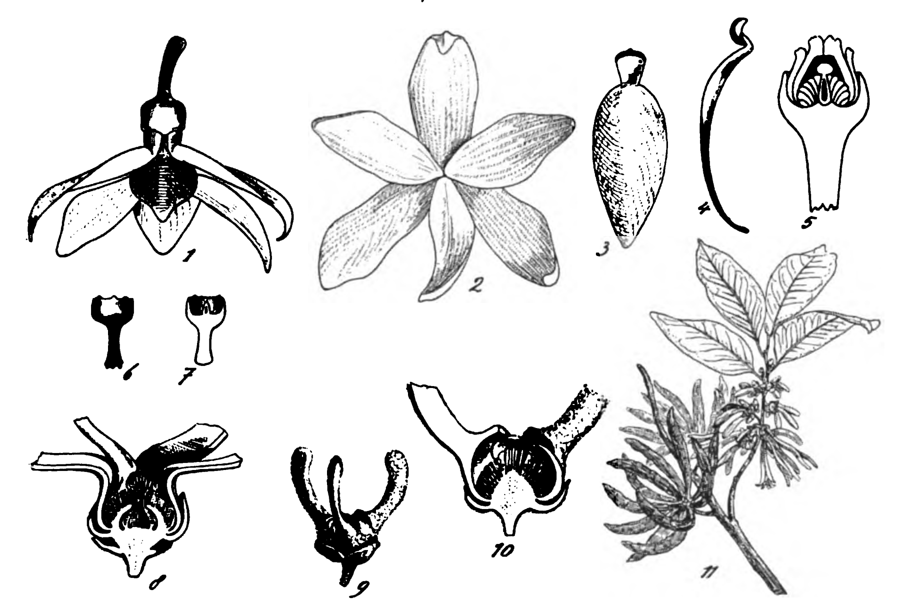


Fig. 285. Cyathocalyx zeylanica CHAMP. 1—7 nach BURCK; 8—12 Xylopia und Rollinia, nach BAILLON. 1 Blüte in der Seitenansicht. 2 Dieselbe Blüte von oben gesehen. 3 Blütenblatt von der Innenseite. 4 Blütenblatt im Profil. 5 Blüte im Längsschnitt nach Entfernung der oberen Teile der Kronenblätter. 6 Die Blüte nach dem Abfallen der Krone und der Staubgefäße in Seitenansicht, 7 im Längsschnitt. 8 Xylopia grandiflora. 9, 10 Rollinia mucosa. 11 Xylopia aethiopica.

ab, so daß man sie nur sehr nahe an der Zweigspitze antrifft. Sehr bald entsteht seitlich von der Blattmediane, ja man könnte fast sagen seitlich vom Blatt selber ein Zweig, so daß die Triebe in einiger Entfernung von der Spitze statt der Blätter 3 Reihen von fast senkrecht abstehenden Zweigen tragen (vergl. Fig. 286).

Die jüngsten dieser Zweige enden in einen von einer kleinen Knospe übergipfelten Haken; in etwas größerer Entfernung von der Triebspitze bildet sich aus dieser eine Achse mit alternierenden Blättern. Diese beblätterten Zweige bilden nie Haken. Da neben den hakentragenden Zweigen zunächst inaktiv bleibende Knospen angelegt wurden, können diese aber später austreiben und neue Triebe bilden, aus denen dann wieder 3 Reihen rudimentärer Blätter und 3 Reihen von hakentragenden Zweigen entstehen können.

Die Haken entpuppen sich nun alsbald als die Stiele kleiner Infloreszenzen, sie sind für Kontaktreiz empfindlich, verdicken sich, wenn sie eine Stütze umklammern, und befestigen so die Pflanze im Gebüsch. Die fruchttragenden Haken haben aber fast nie eine Stütze erfaßt. Es liegt hier also ein Fall vor, wo die Infloreszenzachse sich zu einem Kletterhaken entwickelt hat, was aber offenbar der Fruchtbildung nicht günstig ist, so daß sich die Früchte der Regel nach nur an den nicht angeklammerten Haken ausbilden.

Die beiden übrigbleibenden Gruppen der *Anonaceae,* die *Monodoreae* und die *Eupomatieae,* sind in der Entwickelung weiter vorgeschritten

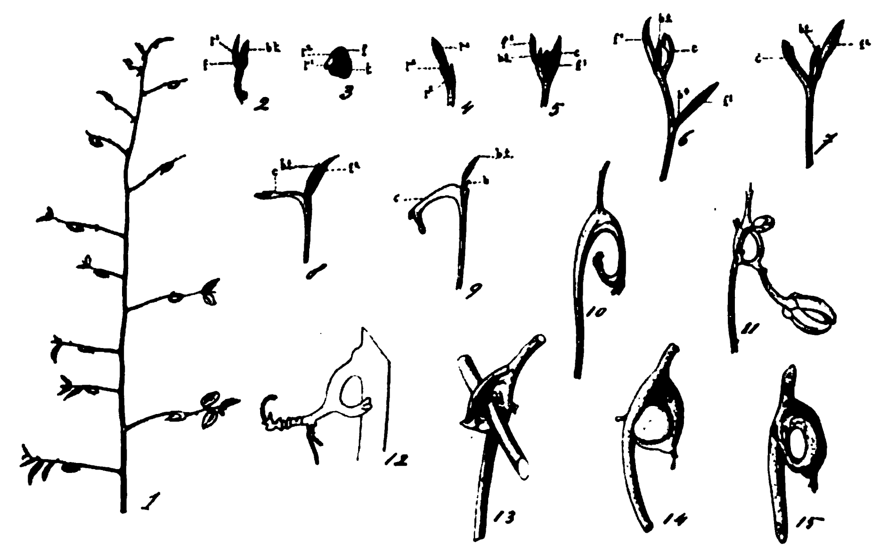


Fig. 286. Artabotrys odoratissimus, nach TREUB. 1 Zweig mit 3 Längsreihen von Hakenzweigen. 2 Spitze eines solchen Zweiges. bt Endknospe. f Blatt. r^1 Erster Hakenzweig. 3 Querschnitt einer Spitze wie die der Fig. 2. t Achse. r^2 Zweite Knospe des Blattes. f, r_2 Wie in Fig. 2. 4 Junger Hakenzweig r^1 mit seinen 2 kollateralen Knospen r^2 und r^3. 5, 6 Junge Hakenzweige. bt Endknospe. c Haken. f^1, f^2 Die beiden ersten Blätter. b* Zweite Knospe, demselben Blatte angehörig. 7—10 Sukzessive Stadien von Hakenzweigen. Bezeichnung mit Buchstaben wie bei den vorigen Figuren. b der Fig 9 ist die Knospe des Blattes 2. 11, 12 Blütentragende Haken. 13—15 Verdickte Haken.

als die vorangegangenen, die *Monodoreae,* indem die bei allen anderen *Anonaceen* freien Karpelle bei ihnen zu einem einfächerigen Fruchtknoten verwachsen sind, die *Eupomatieae,* indem die bei allen anderen *Anonaceen* oberständigen Fruchtknoten sich in die Blütenachse versenken, wodurch die Blütenhülle perigyn sein würde, falls sie nicht *Eupomatia* fehlte.

Fangen wir mit den

Monodoreen

an. Es gehört hierher nur eine Gattung

Monodora.

Es ist dies eine aus 6 Arten, welche im tropischen Afrika und auf Madagaskar vorkommen, bestehende Gruppe von Bäumen oder schlingen-

den Sträuchern, deren Karpelle, wie gesagt, zu einem einfächerigen Fruchtknoten mit zahlreichen wandständigen Plazenten verwachsen sind. Die Frucht ist eine Beere mit holziger Außenschicht, deren Samen im Fruchtfleisch eingebettet sind. Die Samen der *M. myristica* werden in Westafrika unter dem Namen „Muscades de Calabash“ als ein Surrogat für Muskatnüsse verwendet. Staubblätter zahlreich. Kelchblätter frei oder verwachsen, 6 am Grunde oder höher hinauf in eine Röhre verwachsene Kronenblätter.

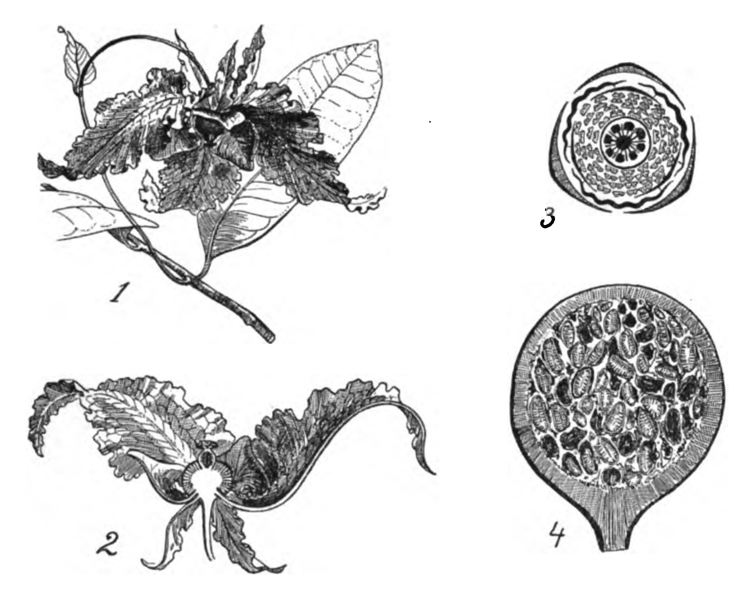


Fig. 287. Monodora Myristica DUN., nach BAILLON. 1 Blütenzweig. 2 Blüte im Längsschnitt. 3 Blütendiagramm. 4 Längsschnitt der Frucht.

Zu der Gruppe der

Eupomatieae

gehört ebenfalls nur eine Gattung

Eupomatia,

welche nur 2 Arten aus dem nordöstlichen Australien: *E. Bennettii* v. MÜLL. und *E. laurina* R. BR., enthält (vergl. Fig. 288).

Diese Arten sind beide charakterisiert durch das völlige Fehlen der Blütenhülle, die Stamina fungieren als Schauapparat, nur die äußeren Stamina sind fertil, die inneren werden allmählich breiter und petaloid, während die allerinnersten fleischig sind und kopfige Drüsen tragen.

Die Fruchtknoten sind frei, stehen jedoch dicht gedrängt und sind ganz in der feigenartig angeschwollenen Blütenachse versenkt, welche fleischig wird. Jede Frucht für sich ist eine mehrsamige Beere.

Die *Eupomatien* sind Sträucher mit endständigen oder achselständigen Blüten mit Vorblättern, deren oberstes anfangs die ganze Blüte einschließt.

Mit den *Anonaceen* wird vielfach die Familie der *Myristicaceen* in Verbindung gebracht. So sagt z. B. WETTSTEIN von ihr: „Verwandt-

schaft mit den *Anonaceen* zweifellos" und PRANTL sogar, daß sie ebensogut, ja sogar noch besser als *Eupomatia* der Familie der *Anonaceae* einverleibt werden kann. Auch HALLIER leitete sie ursprünglich von den *Anonaceen* her, betrachtet sie aber jetzt als eine aus den *Magnoliaceen* entstandene Schwester der *Anonaceen*, „da sie im Gegensatz zu letzteren neben einfachen auch noch leiterförmige Gefäßdurchbrechungen besitzen und auch im Bau ihrer Filzhaare mehr mit den *Magnoliaceen* und *Platanaceen* als mit den *Anonaceen* übereinstimmen.

Wie man sieht, sind die Autoren über die systematische Stellung so ziemlich einig. Wenn ich es vorziehe, sie hier von den *Anonaceen* und nicht von den *Magnoliaceen* herzuleiten, so geschieht das, weil ich dann besser den Unterschied zwischen den *Anonaceen* und *Myristicaceen*

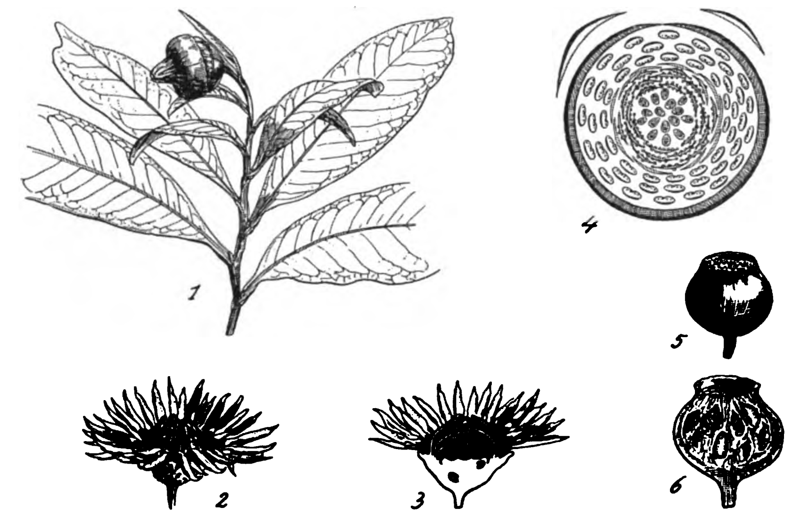


Fig. 288. Eupomatia nach BAILLON. 1, 4 Eu. Bennettii v. MÜLL. 1 Blütenzweig. 4 Diagramm. 2, 3, 5, 6 Eu. laurina R. Br. 2, 3 Blüten. 5, 6 Früchte.

einerseits mit ihrem ruminierten Endosperm und den ebenfalls den *Magnoliaceen* entspringenden *Canellaceen* andererseits, bei welchen das Endosperm nicht ruminiert ist, zum Ausdruck bringen kann.

Die

Myristicaceen,

denen nur eine, etwa 80 Arten umfassende Gattung

Myristica

angehört, sind in der Blütenbildung als reduzierte *Anonaceen* aufzufassen.

Während bei keiner *Anonacee* die Blütenhülle auf einen einzigen Kreis reduziert ist, ist dies bei *Myristica* der Fall, wo sie überdies noch verwachsenblätterig und meistens dreilappig ist. Die Zahl der Staubblätter ist noch wechselnd, 3—18 wie bei den *Anonaceen*, aber von allen *Anonaceen* dadurch verschieden, daß ihre Filamente stets zu einer Säule verwachsen sind, ja es können sogar auch die äußeren miteinander verwachsen.

Die Blüten sind diözisch, wir haben also männliche und weibliche Blüten.

Auch die Zahl der Karpelle ist auf ein einziges reduziert[1]). In diesem monomeren Fruchtknoten befindet sich ein einziges, fast grundständiges, anatropes bitegumentäres Ovulum.

Der Fruchtknoten entwickelt sich zu einer parenchymatischen Beere, welche an Bauch- und Rückennaht aufspringt und die schöne, gelbe, klaffende Schale der Muskatfrucht bildet.

Aus dieser ragt dann die braune „Muskatnuß", d. h. der Samen, hervor, welche im Leben von dem schön roten Macis wie von Fingern umgeben ist. Dieser Macis ist nur eine Arillarbildung, er entsteht als ein Ringwall, spaltet sich aber später in mehrere Lappen.



Fig. 289. **Myristica fragrans**, Zweig eines ♂ Exemplares nach BLUME.

Der Embryo ist klein und hat flache oder wellig spreizende Kotyledonen.

Nach VOIGT (Ann. Buitenzorg, VII, 1888, p. 151) entsteht die Ruminierung des Endosperms der *Myristicae*, *Anonae* und *Palmae* infolge des Einwachsens der innersten Schicht der Samenschale, und man findet diese Angabe überall wiederholt, COULTER (Torreya taxifolia Bot. Gaz., Bd. 39, 1905) konnte aber nachweisen, daß das Endosperm nicht passiv ruminiert wird, sondern aktiv auftritt, indem es Fortsätze in die Gewebe des Nucellus und der Integumente hineinsendet. Das gilt nicht nur von *Myristica*, sondern auch von der Conifere *Torreya* und von der Anonacee *Asiminia*, so daß man wohl annehmen darf, daß die Ruminierung überall durch aktives Vorgehen des Endosperms entsteht. Dies wurde zuerst aber

1) Jedoch kommen ziemlich häufig noch Früchte mit 2, selten mit 3 und ganz selten mit 4 Karpellen vor. Vergl. JANSE, Les noix muscades doubles. Ann. d. Jardin. bot. de Buitenzorg, Vol. 19, 1904, p. 1.

von HEGELMEIER für *Hedera Helix* nachgewiesen. (Zur Entwickelungsgeschichte endospermatischer Gewebekörper, Bot. Ztg., 1886, p. 532 ff.)

Die Infloreszenzen sind zusammengesetzte Trauben ohne Endblüten. Sie können bei den weiblichen Pflanzen auf eine einzige Blüte reduziert sein und sind im allgemeinen bei den männlichen Pflanzen reicher verzweigt.

Die Verzweigungen letzten Grades sind vielfach doldig oder kopfig. Deck- und Vorblätter fehlen nicht selten, oder erstere sind ihren Achselsprossen angewachsen; die Vorblätter erscheinen zuweilen, z. B. bei *M. fragrans*, als ein über dem Deckblatte stehendes Blatt, das wohl aus dem α- und β-Vorblatt durch Verwachsung entstanden ist.

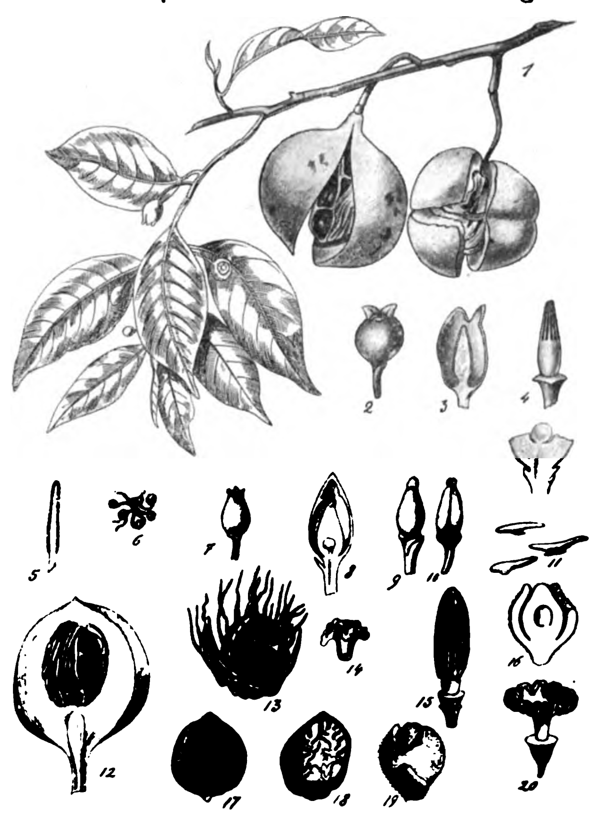


Fig. 290. 1—19 Myristica fragrans. 15, 16, 19 nach BAILLON, die übrigen nach BLUME. 20 Myristica corticosa nach BAILLON. 1 Weiblicher Zweig, links Blüten, rechts 2 Früchte, von diesen Früchten ist die linke normal, besteht die rechte aus 2 Karpellen, wie die 4 Spalten verraten. 2—6 ♂ Blüten. 7—11 ♀ Blüten. 12 Frucht. 13 Samen mit Macis. 14 Embryo. 15 Androeceum. 16 ♀ Blüte im Längsschnitt. 17 Samen. 18 Ein solcher im Längsschnitt. 19 ♀ Blüte. 20 Androeceum von M. corticosa.

Die Gattung ist tropisch und ganz vorwiegend asiatisch; von den 80 Arten finden sich nur 20 in Südamerika, einzelne in Madagaskar, 2 in Guinea und 1 in Australien. *Myristica fragrans* zeichnet sich durch ihre regelmäßige Rundung der dicht beblätterten Krone aus und gehört infolgedessen zu den schönsten Bäumen der Tropen. Ueber die eigentümliche Weise, in welcher die hübsche Rundung der Baumkrone, sowie das dicht schließende Blattmosaik älterer Bäume zustande kommt, berichtet RACIBORSKI in der TREUB Festschrift, p. 105: „Die plagiotropen Seitenäste tragen bilateral kurzgestielte, schmaleiförmige Blätter. Während jedoch bei anderen Bäumen mit bilateral beblätterten Seitensprossen diese gerade wachsen oder sich nach oben in der medianen Fläche des Sprosses krümmen, krümmen sich bei *Myristica* viele der jungen blatttragenden Sprosse bogig zur Seite, also der Oberfläche der Baumkrone parallel und transversal. Auf diese Weise werden durch sie die Lücken zwischen einzelnen Aesten oder Blättern verdeckt, und so wird die Rundung der Krone erreicht.“

Es stellt sich heraus, daß an der konvexen äußeren Seite solcher Zweige viel mehr Blätter stehen als an der konkaven, welche der Krone zugewendet ist. Das kommt daher, daß viele der Blätter an der Innenseite auf einem sehr jungen Stadium (wenn sie erst 5—10 mm lang sind) abfallen. Indem er entwickelte Blätter mit b, die Narben abgefallener Blätter mit n bezeichnet, findet RACIBORSKI z. B.:

Außen: b b b b b b b b
Innen: n n b n n n n b

Das Abfallen junger Blätter ist keineswegs auf *Myristica* beschränkt, es fallen z. B. auch an den langen frei nutierenden Trieben mancher Windepflanzen junge Blätter ab. Ist ersterer Fall ökologisch, letzterer physiologisch (Verminderung des Gewichtes und Widerstandes der nutierenden Spitze) deutbar, kausal bleiben beide Fälle frühzeitigen Laubfalles unerklärt.

Ueber einiges Interessante in der anatomischen Struktur des Blattstieles berichtet WORSDELL in Ann. of Bot., 1908, p. 526. Es gibt nämlich im Marke des Blattstieles 4 Gruppen von Phloem, woraus WORSDELL schließt, daß *Myristica* früher auch im Stamme inneres Phloem führte.

Die kleine Familie der

Canellaceae

oder *Winteranaceae* unterscheidet sich sofort von *Anonaceen* und *Myristicaceen* durch das nicht ruminierte Endosperm. WETTSTEIN stellt sie in die Nähe der *Myristicaceae*, HALLIER leitet sie von den *Magnoliaceen* her.

Ueber ihre Verwandtschaftsbeziehungen sagt WARBURG in ENGLER und PRANTL etwa folgendes:

„Die Familie ist an sehr verschiedenen Orten im System untergebracht worden. Ihrer verwachsenen Staubblätter wegen wurde sie von JUSSIEU zu den *Meliaceen* gestellt; MARTIUS brachte sie zu den *Guttiferen*, LINDLEY in die Nähe der *Pittosporeen*, EICHLER nahe den *Violariaceae* und *Flacourtiaceae*, während VAN MIERS sie für verwandt mit *Drimys* und den *Magnoliaceen* hält, wozu sie auch BAILLON stellt.

Auch WARBURG meint, daß sie dort nicht übel untergebracht sind. Er sagt: „Es läßt sich kaum leugnen, daß von anatomischen Charakteren die Oelzellen in Rinde, Mark und Blättern, die Hoftüpfel im Holzprosenchym, sowie überhaupt der Bau des Holzes, von morphologischen Charakteren die unregelmäßige Zahl und spiralige Anordnung der Blumenblätter bei *Cinnamodendron* sehr auf Verwandtschaft mit den *Magnoliaceen* hindeuten. Ferner möchte ich hier auf die *Myristicaceae* verweisen, die auch wohl zweifellos zu den *Ranales* (unsere *Anonales* sind ja ein Teil davon) gehören, gleichfalls Oelzellen an denselben Orten und ebenfalls verwachsene Staubblätter besitzen, nur einen noch viel stärkeren Reduktionsprozeß durchgemacht haben, sich aber, wie es scheint, ziemlich eng die *Canellaceen* anschließen."

Es liegt hier offenbar eine alte Familie vor; das zeigt ihre Verbreitung, welche, wie WARBURG sagt, zu den besten Beispielen diskontinuierlicher Verbreitung alter Familien gehört. Gibt es doch 2 Gattungen, *Canella (Winterana)* und *Cinnamodendron*, mit wenig Arten, erstere sogar vielleicht monotypisch, in Südamerika und den Antillen, eine dritte monotypische Gattung (*Cinnamosma*), mehr verschieden zwar als die anderen zwei voneinander, aber doch durchaus demselben Typus an-

gehörig, auf einer so entfernten Insel wie Madagaskar, und eine vierte bis jetzt monotypische Gattung (*Warburgia*), einer der beiden amerikanischen sehr nahestehend, in Ostafrika.

Zweifellos liegen also Ueberbleibsel einer früher viel weiter verbreiteten Familie vor; fossile Reste sind aber bis jetzt nicht bekannt geworden.

Die hierher gehörigen Pflanzen sind kleine Bäumchen mit nach Zimt riechender, gelblich-weißer Rinde und abwechselnden, meist lederigen, ganzrandigen, fiedernervigen Blättern, mit zahlreichen schwach durchsichtigen Punkten, ohne Nebenblätter. Die stets hermaphroditen Blüten stehen einzeln in den Blattachseln oder in achselständigen, kurzen Trauben oder Trugdolden, zuweilen auch in endständigen, wenig verzweigten Cymen.

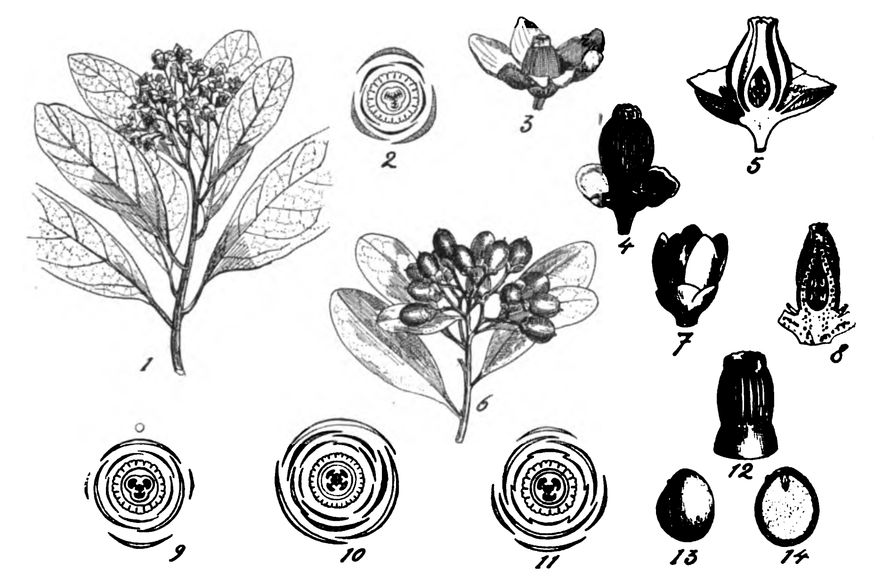


Fig. 291. Canella alba. 1—5 nach BAILLON, alle anderen nach WARBURG. 1 Blütenzweig. 2 Diagramm. 3 Blüte. 4 Dieselbe nach Entfernung der Korolle. 5 Längsschnitt der Blüte. 6 Fruchtzweig. 7 Blüte. 8 Längsschnitt der Blüte nach Entfernung der Perianthblätter. 12 Androeceum. 13 Samen. 14 Längsschnitt des Samens. 9 Blütendiagramm. 10 Cinnamodendron macranthum BAILLON, nach WARBURG. 11 Cinnamosma fragrans BAILLON, nach BAILLON.

Bei allen Vertretern sind dreiblätterige, dachziegelige Kelche vorhanden, dann folgen mehrere Blumenblätter, welche bei allen Gattungen mit Ausnahme der sympetalen *Cinnamosma* frei sind; die Zahl beträgt bei *Canella* 5, bei *Cinnamodendron* 8—12, bei *Warburgia* 10. Das Androeceum ist stets nach demselben Typus gebaut, eine verwachsene Staubblattröhre mit aufgewachsenen, linearen, nach außen gerichteten Antheren. Der Fruchtknoten ist ebenfalls verwachsenblätterig, er ist immer einfächerig, mit bei *Canella* 2, bei *Cinnamodendron* 2—6, bei *Warburgia* 5, bei *Cinnamosma* 2—4 Plazenten, die auch bei der Reife nicht verwachsen. Die reifen Früchte sind von einer gelatinösen Pulpa erfüllt und bleiben geschlossen. Der Embryo ist stets klein, das Endosperm reichlich und nicht ruminiert.

Von den *Anonales* bleibt nun noch die Untergruppe der *Laurineen*, durch den Besitz einer peri- oder epigynen Blütenhülle, also halb unterständigem oder unterständigem Fruchtknoten, zu besprechen übrig.

Dazu gehören nach HALLIER die *Calycanthaceae*, die *Monimiaceae* und die *Lauraceae*.

Von diesen sind die

Calycanthaceen

entschieden am nächsten mit den *Magnoliaceen* und *Anonaceen* verwandt, jedoch unterscheiden sie sich, wie PRANTL sagt, von beiden durch den großen Embryo mit spiraligen Kotyledonen und fast fehlendem Nährgewebe und die gegenständigen Blätter. Am besten leiten wir sie mit HALLIER von den *Magnoliaceen* her, ja sie können sogar als solche mit unterständigen Fruchtknoten betrachtet werden.



Fig. 292. Calycanthus, nach BAILLON. 1 C. floridus L., Blütenzweig. 2 Blüte derselben im Längsschnitt. 6 Karpell derselben. 3—4 Früchte von C. occidentalis HOOK et ARN. 5, 7 Früchte von C. fertilis WALT.

So wie bei den *Magnoliaceen* sind die Blüten spiralig gebaut, die Blätter der Blütenhülle zahlreich, kronenartig, Staubblätter gibt es 10 bis 30 und etwa 20 getrennte, 2-ovulate Karpelle, welche sich zu einsamigen Schließfrüchten entwickeln, jedoch im Gegensatz zu den *Magnoliaceen* in der hohlen Blütenachse versenkt sind.

Es sind Sträucher mit gegenständigen, ungeteilten Blättern mit Oelschläuchen.

Hierher gehört nur eine Gattung: *Calycanthus* mit 4 Arten, von denen je 1 in Japan und in Kalifornien, und 2 im atlantischen Nordamerika vorkommen. Bei uns wird vielfach der schwarz-purpurn blühende *C. floridus* aus Carolina und anderen südlichen Staaten kultiviert, dessen Blüten nach „Peardrops“ riechen.

Die eigentümliche Farbe des *C. floridus* ist nicht einheitlich, sondern wird dadurch verursacht, daß zwei Farbstoffe vorhanden sind,

die zusammen im Auge den Eindruck braun hervorrufen, wie bei *Veratrum nigrum*, *Aristolochia glauca*, *Scopolia atropoides*, *Asarum*, *Anona triloba*, *Cypripedium pubescens*, *Muscari comosum*, *Cheiranthus Cheiri*, *Tagetes pumila*, *Coreopsis delphiniifolia*, *Tropaeolum minus* (braune Varietät), *Adonis vernalis*, *Bletia Tankervilliae*, *Lotus Jacobaeus*, *Viola tricolor*, *Scrophularia nodosa* und *Ribes grossularia*. Pflanzen, bei denen die braune Farbe von einem einzigen Farbstoff, dem von Möbius (Ber. d. Bot. Ges., Bd. 18, 1900, S. 341 ff.) entdeckten Anthophaeïn, verursacht wird, sind äußerst selten. Dieser eigentümliche Farbstoff kommt, wie das Anthocyan, gelöst im Zellsaft der Vakuole vor, und ist bis jetzt nur noch in den schwarzen Flecken auf den Blüten von *Vicia Faba* L., in den bräunlichen petaloiden Kelchblättern von *Delphinium triste*, in den braunen in Nektarien umgewandelten Kronenblättern von *Delphinium elatum* und *D. Donkelari* und in den gleichmäßig braunen Blüten von *Coelogyne Massangeana* Reichb. fil. nachgewiesen, also nur noch bei 3 Gattungen aus 3 Familien, nämlich aus den *Papilionaceen*, *Ranunculaceen* und *Orchideen*.

Anatomisch ist der Stamm der *Calycanthaceae* eigentümlich, indem in der Rinde 4 verkehrt orientierte Bündel vorkommen, d. h. Bündel, deren Xylem nach außen, deren Phloem nach innen gelegen ist. Worsdell versucht aber in seinen Study of the Vascular System in certain orders of the Ranales, Ann. of Botany, 1908, p. 651 ff. nachzuweisen, daß diese Eigentümlichkeit nicht so abweichend ist, wie es auf den ersten Blick erscheint, und sich sehr gut mit der Struktur der *Magnoliaceen* in Einklang bringen läßt. Darauf läßt sich hier nicht eingehen, Interessenten seien auf Worsdells interessante Arbeit verwiesen.

Die Gattung *Calycanthus* läßt sich wie folgt einteilen:

Sektion I: *Chimonanthus* Lindl. Knospenschuppen vorhanden. Vor der Belaubung blühend; äußere Blumenblätter gelblichweiß, innere purpurn; fertile Staubblätter etwa 3. *C. praecox* L. aus Japan.

Sektion II: *Eucalycanthus*. Keine Knospenschuppen vorhanden. Blumen an den belaubten Zweigen. Blumenblätter gleichfarbig, schwarzrot, fertile Staubblätter etwa 13. *C. floridus; C. fertilis; C. occidentalis.*

Mit den *Calycanthaceen* verwandt sind die

Monimiaceen,

wie wohl allgemein angenommen wird, ja Baillon geht sogar so weit, daß er die *Calycanthaceen* nicht als gesonderte Familie betrachtet, sondern *Calycanthus* ohne weiteres in die *Monimiaceen* aufnimmt.

Auch sie lassen sich wohl am besten von den *Magnoliaceen* herleiten. Ihre Karpelle sind wie bei diesen noch zahlreich, frei, also ein apokarpes Gynoeceum bildend, mit einem einzigen Samen. Sie sind jedoch in sehr verschiedener Weise in die Blütenachse eingesenkt, sitzend oder gestielt, und können mit dem feigenartigen Blütenboden eine Scheinfrucht bilden. Insoweit sind also die *Monimiaceen* bloß *Magnoliaceen*, bei denen die Karpelle in die Blütenachse eingesenkt sind. Durch die uniovulaten Ovula weichen sie von den *Calycanthaceen* ab, sowie auch durch den Embryo, der hier wie bei den *Magnoliaceen* klein ist, und flache, nicht, wie bei den *Calycanthaceen*, spiralig gewundene Kotyledonen

hat; auch ist hier, wie bei den *Magnoliaceen*, reichliches Endosperm vorhanden, was den *Calycanthaceen*, wie wir sahen, fast ganz abgeht.

Sind die *Monimiaceen* in dieser Hinsicht den *Magnoliaceen* ähnlich, so findet auch der Umstand, daß bei ihnen hermaphrodite und männliche und weibliche Blüten vorkommen, bei den *Magnoliaceen* sein Analogon. Im allgemeinen aber kann man sagen, daß die Blütenhülle hier mehr reduziert ist, sie ist meist unscheinbar, bisweilen in kelchartige und kronenartige Blätter differenziert.

Auch die unbestimmte Zahl der Staubblätter ist *Magnolien*-artig, nicht jedoch der Umstand, daß bei einem Teil der Familie die Staubbeutel sich durch Klappen öffnen, wodurch sie an die *Lauraceae* erinnern. Uebrigens sind die Staubfäden kurz, bisweilen beiderseits mit einer Drüse versehen. Die Form der Anthere, die Art des Aufspringens, intrors, extrors oder mit Klappen, ist innerhalb der Familie recht verschieden.

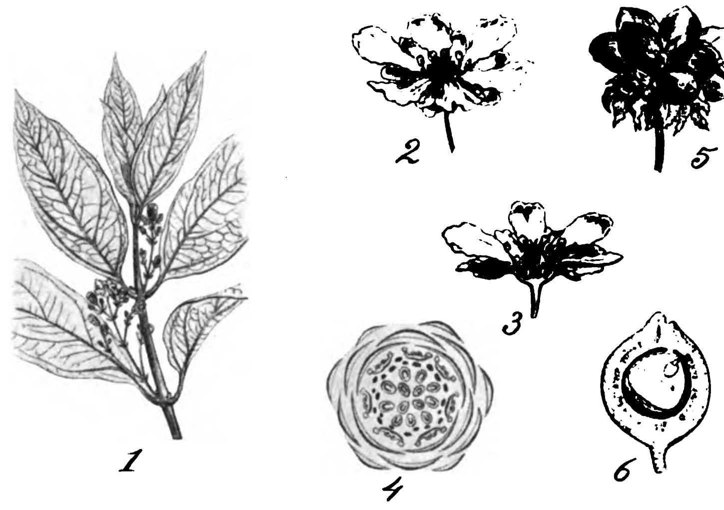


Fig. 293. Hortonia floribunda, nach BAILLON. 1 Blütenzweig. 2 Blüte. 3 Längsschnitt derselben. 4 Diagramm. 5 Frucht. 6 Karpell im Längsschnitt.

Es sind Bäume oder Sträucher (*Palmeria* klettert) mit immergrünen, lederigen, meist gegenständigen (wie bei *Calycanthaceae*), seltener wechselständigen (wie bei *Magnoliaceae*) Blättern ohne Nebenblätter. Die Blüten sind Einzelblüten oder stehen in meist cymösen Blütenständen. Oelzellen verleihen den vegetativen Organen einen aromatischen Geruch, Schleimzellen und Cystolithen fehlen dem Blattparenchym.

Die *Monimiaceen* sind Bewohner der tropischen und subtropischen Gebiete und erreichen ihre Hauptentwickelung in Madagaskar, Polynesien, Australien und auf den Sundainseln, kommen aber auch im tropischen Amerika und im tropischen Westafrika vor.

Hierher gehören 2 Hauptgruppen:

A. Antherenfächer sich ohne Klappen öffnend ***Monimioideae.***
B. Antherenfächer sich mit Klappen öffnend ***Atherospermoideae.***

Die ***Monimioideae*** lassen sich einteilen in:

a) Karpelle auf dem nur wenig verbreiterten Blütenboden, sitzend oder gestielt . . . . *Hortonieae.*

b) Idem auf dem scheibenförmig verbreiterten Blütenboden . . . . . *Hedycarieae.*

c) Idem von der krugförmigen Blütenachse völlig eingeschlossen, bisweilen überwallt . . . . *Monimieae.*

Fig. 294. Mollinedia spec.[1]), nach BAILLON. 1 ♀ Blüte. 2 Längsschnitt derselben. 3 Diagramm der ♀ Blüte. 4 ♂ Blüte quer durchschnitten. 5—7 ♂ Blüte. 5 Ganz, 6 Längsschnitt, 7 Querschnitt. 8, 9 ♀ Blüten. 8 Ganz, 9 Längsschnitt.

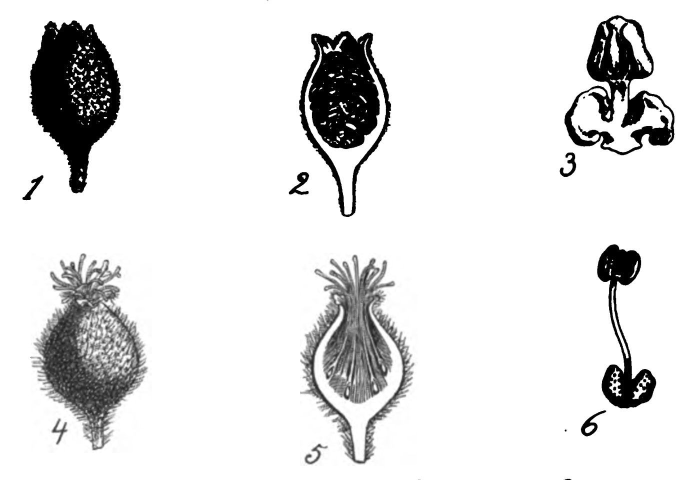


Fig. 295. Monimia spec., nach BAILLON. 1—2 ♂ Blüten. 4, 5 ♀ Blüten. 3, 6 Stamina.

Zu den *Hortonieen* gehören *Hortonia, Leviera, Amborella, Trimenia* und *Piptocalyx.*

Zu den *Hedycarieen* gehören *Matthaea, Hedycaria, Peumus, Kibara, Ephippiandra, Mollinedia.*

Zu den *Monimieen* gehören *Monimia, Palmeria, Tambourissa* und *Hennecartia.*

1) Die Art der Fig. 1, 2 mit der krugförmigen Blütenachse wäre wohl besser zu Monimia zu stellen.

Die ***Atherospermoideae*** lassen sich in folgender Weise einteilen:

a) Blütenachse krug- oder scheidenförmig, aber nicht die Karpelle überwallend.
   α) Blütenstand, ohne Hülle . . . . . *Laurelieae.*
   β) Blütenstand mit 2 klappigen, später abfallenden Hüllblättern versehen . . *Atherospermeae.*

b) Blütenachse in den ♀ Blüten die Karpelle überwallend . . . . *Siparuneae.*

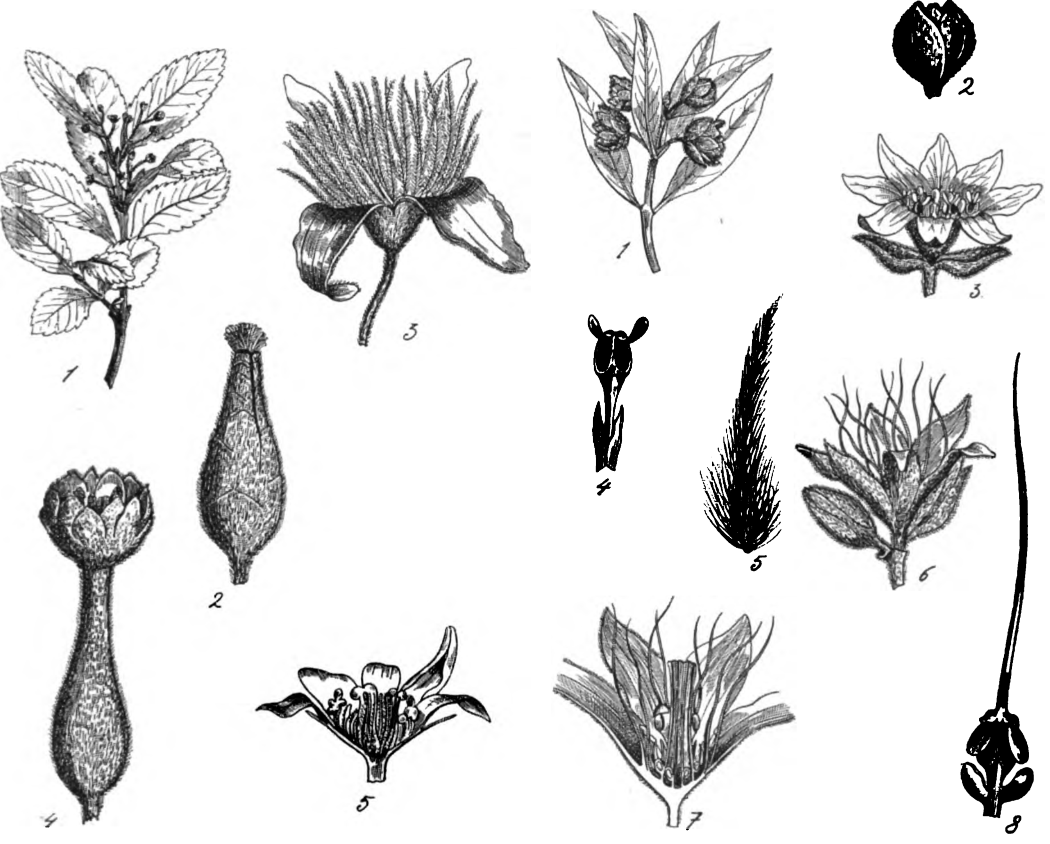


Fig. 296, 1—5. Fig. 297, 1—8.

Fig. 296. 1 **Laurelia sempervirens** (RUIZ. et PAV.) TUL., Blütenzweig, nach PAX. 2 Frucht derselben, nach BAILLON. 3 Sich öffnende Frucht derselben, nach BAILLON. 4 **Laurelia novae zeelandiae** CUNN., Blüte nach BAILLON. 5 **Daphnandra micrantha** (TUL.) BENT., Blüte im Längsschnitt nach TULASNE.

Fig. 297. 1—5 **Atherosperma moschatum** LABILL. 1, 2 Nach PAX. 3—5 Nach BAILLON. 1 Blütenzweig. 2 Blütenknospe mit den beiden Involucralblättern. 3 Geöffnete Blüte. 4 Stamen. 5 Frucht. 6—8 **Doryphora sassafras** ENDL., nach BAILLON. 6 Dreiblütiger Partialblütenstand. 7 Blüte im Längsschnitt. 8 Stamen.

Zu den *Laurelieen* gehören *Nemuaron, Laurelia, Daphnandra.*
Zu den *Atherospermeen* gehören *Atherosperma, Doryphora.*
Zu den *Siparuneen* gehören *Conuleum, Siparuna, Glossocalyx.*

Sehr nahe verwandt mit den *Monimiaceen* ist die kleine Familie der *Gomortegaceae* (Reiche in Ber. d. Bot. Ges., Bd. 14, 1906) mit nur einer

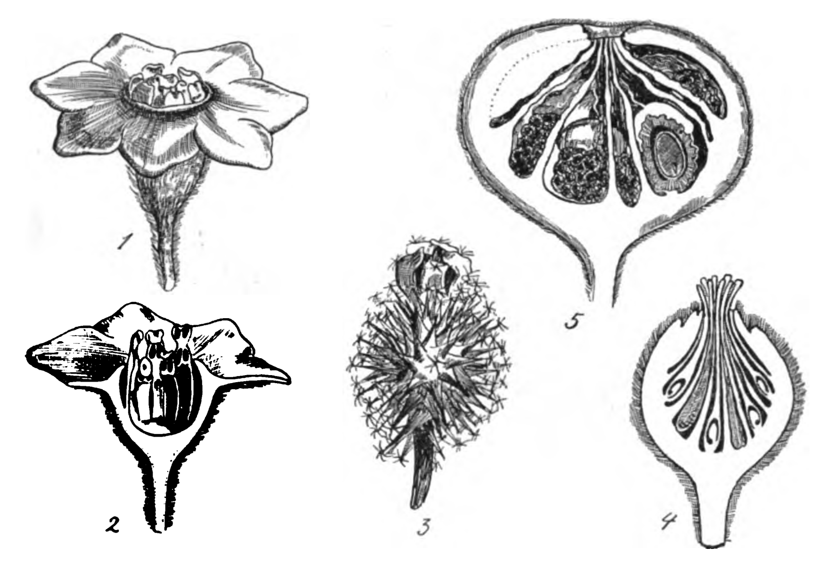


Fig. 298. Siparuna spec., nach Baillon. 1, 2 ♂ Blüten. 3, 4 ♀ Blüten. 5 Frucht.

Art: *Gomortega nitida* R. et P. aus Chile, welche von den *Monimiaceen* nur abweicht durch das synkarpe Gynoeceum, den relativ großen Embryo und das stark ölhaltige Endosperm.

Die letzte Familie der *Anonales* ist die der

Lauraceae.

Die *Lauraceen* betrachtet Pax als verwandt mit *Calycanthaceen* und *Monimiaceen*, und auch Hallier, der in sie die *Hernandiaceen* einschließt, ist dieser Meinung.

Pax sagt über die Verwandtschaft der *Lauraceen*, daß die meisten neueren Systematiker sie bei den *Monimiaceen* suchen, wobei sie sich besonders auf die mit Klappen öffnenden Antheren berufen, welche bei der einen Untergruppe der *Monimiaceen*, wie wir sahen, ebenfalls vorkommen (vergl. Fig. 297, 4).

Jedoch sind die Blüten der *Monimiaceen* fast durchgehend azyklisch gebaut, die der *Lauraceen* zyklisch, sie haben eine große Anzahl apokarper Fruchtknoten, die *Lauraceen* einen einfächerigen Fruchtknoten.

Mit der Untergruppe *Atherospermoideae* der *Monimiaceae* haben die *Lauraceae* demnach gemein: die mit Klappen sich öffnenden Antheren, das Vorhandensein von Oelzellen, die auch bei den *Calycanthaceen* vorkommen, das einzige hängende anatrope Ovulum und den einfächerigen Fruchtknoten, von welchem Payer und Baillon, die Entwickelung berücksichtigend, meinen, daß es aus einem Karpell besteht. Vergrünungen bei *Sassafras*, die Häufigkeit einer tief dreilappigen Narbe und mehr oder weniger tief in den Fruchtknoten vordringende Streifen (an welchen ausnahmsweise aber Ovula auftreten), welche sie als Suturen betrachten, führen Eichler und Pax dazu, den einfächerigen Fruchtknoten als synkarp (aus 3 Karpellen entstanden) zu betrachten,

was neuerdings von Mirande bestätigt worden ist. Von den 3 Karpellen verlängert sich eines zum Griffel, während sich die beiden anderen fehlgeschlagenen Karpelle an der Basis des einen Griffels erkennen lassen. Mir scheint es demnach am richtigsten, die *Lauraceen* als synkarpe Derivate der *Monimiaceen* zu betrachten.

In bezug auf die Zahl der Fruchtknoten sind dann die *Lauraceen* reduziert, sie sind aber vorgeschritten dadurch, daß die Blüte rein zyklisch und daß der Embryo groß geworden ist und das Endosperm aufzehrt. Der Fruchtknoten wird stets später von der Blütenachse mehr oder weniger umschlossen, ist also auf dem Wege, ganz unterständig zu werden.

Die *Lauraceae* können wie folgt charakterisiert werden: Mit Ausnahme der parasitischen, *Cuscuta*-ähnliche *Cassytha*, sind die *Lauraceae* Bäume oder Sträucher mit meist lederartigen und wechselständigen Blättern, ohne Stipulae und mit zahlreichen Schleim- und Oelzellen in den Blättern und in der Rinde, aber ohne Cystolithen.

Die Blüten stehen nur sehr selten (*Dodecadenia*, *Iteadaphne*) einzeln, meistens in reichblütigen, rispen- oder köpfchenförmigen Blütenständen, terminal oder axillär, oder beides zugleich. Eine große Anzahl von ihnen ist in den ersten Auszweigungen botrytisch, während die Partialblütenstände Dichasien sind. Bei den *Laureen* und den meisten *Litseen* findet sich unterhalb des Blütenstandes eine wenigblätterige Hülle, die anfangs den Blütenstand in einer mehr oder weniger kugeligen Knospe einhüllt.

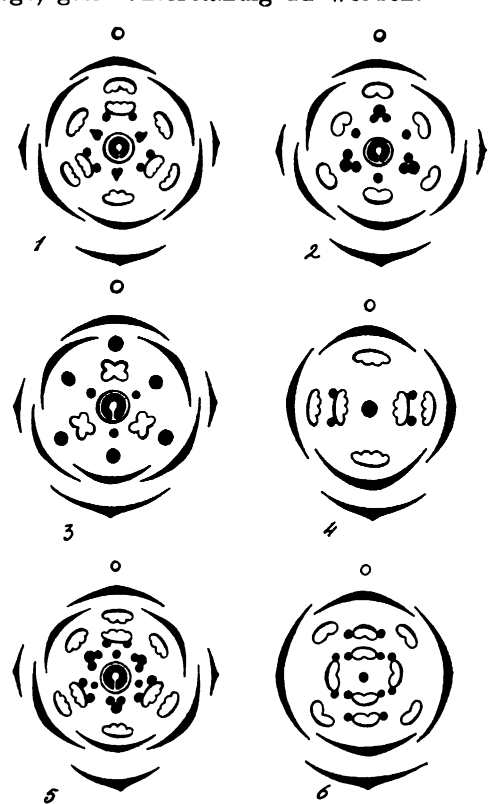


Fig. 299. Blütendiagramme einiger Lauraceae, nach Pax. 1 Cinnamomum zeylanicum Breyn. 2 Aiouea tenella Nees. 3 Eusideroxylon. 4 Tetradenia zeylanica (Nees) Pax. 5 Cinnamomum camphora (L.) Nees et Eberm. 6 Laurus nobilis L.

Die Blüten sind zwittrig oder eingeschlechtlich, 2- bis 5-, meist 3-zählig. Perianth aus 2 Wirteln bestehend, deren Blätter gleich oder ungleich sind, diese sind am Grunde mehr oder weniger vereinigt oder am Rande des scheiben- bis becherförmigen, verbreiterten Blütenbodens inseriert, also perigyn. Staubblätter in 3 bis 4 einem Perianthwirtel gleichzähligen Wirteln. Staubfäden bisweilen beiderseits mit je 1 Drüse versehen wie bei manchen *Monimiaceen*. Antheren mit Klappen sich öffnend. Fruchtknoten frei, später von der Achse oder den fleischigen Blattbasen der Blütenhülle mehr oder weniger umschlossen, einfächerig, uniovulat. Nur gelegentlich, wie Nees schon 1833 für *Persea meyeniana* nachwies, treten noch zwei Samenanlagen auf. Samen ohne Endosperm, mit dünner Testa. Embryo gerade, groß, flach und fleischig. Frucht beeren- oder steinfruchtartig, im unteren Teile mehr oder weniger von der Cupula-artigen Achse umgeben.

Vorstehende Diagramme mögen die Charakteristik der Familie verdeutlichen.

Die ersten *Lauraceen* wurden in der Kreide nachgewiesen, während der Tertiärzeit wuchsen sie viel weiter nördlich als jetzt, mit der Eiszeit wurden sie aus den arktischen Gegenden verdrängt, in Europa bis an das Mittelmeergebiet. Seitdem verbreiten sie sich wieder nach Norden hin.

Die *Lauraceen* haben jetzt ihre Hauptverbreitung in den Tropen und Subtropen der beiden Hemisphären, welche jedoch keine einzige wilde Art gemein haben. Das gilt aber nicht von den Untergruppen, sogar nicht von den Gattungen, so haben z. B. *Persea, Phoebe, Ocotea* etc. Vertreter in beiden Hemisphären. Aus SCHUMANNS Karte (PETERMANNS Mitt., Ergänzungsbd. 16, 1883) geht hervor, daß es zwei Hauptzentren der Verbreitung gibt: 1) das tropische Südasien nebst den Sunda-Inseln und 2) Brasilien. Von diesen aus sind sie über alle Weltteile verbreitet, Europa ist am ärmsten, dann folgt das kontinentale Afrika.

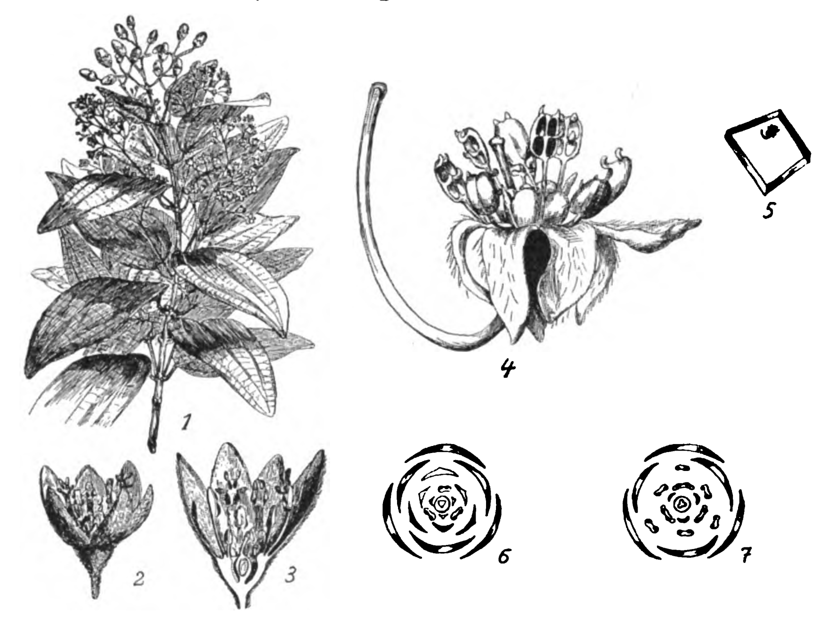


Fig. 300. Cinnamomum. 1—3 Cinnamomum zeylanicum, nach BAILLON. 1 Blühender Zweig. 2 Blüte. 3 Eine solche halbiert. 4, 5 Blüten der fossilen Cinnamomum prototypum CONW., und zwar bei 5 noch in dem Stückchen Bernstein, in dem sie gefunden wurden. 6 Diagramm der Blüte von Trianthera eusideroxyloides CONW. 7 Diagramm der Blüte von Cinnamomum prototypum. 4—7 Nach CONWENTZ.

Die Polargrenze der *Lauraceen* fällt im allgemeinen mit der der immergrünen Wälder zusammen. In Nordamerika überschreiten sie diese Linie mit den laubwechselnden Gattungen *Lindera* und *Sassafras* (letztere hält auch in Holland aus, verbreitet sich sogar im Walde von Ehze bei Almen erheblich).

Außer Holz und Medizin (*Laurus* etc.) liefern die *Lauraceen* Kampfer (*Cinnamomum camphora*), Zimt (*Cinnamomum zeylanicum*) und Früchte: der „Advocat“ von *Persea gratissima*.

Die Familie teilt sich nach PAX folgendermaßen ein:

A. Antheren 4-fächerig . . . . *Persioideae.*
B. Antheren 2-fächerig . . . . *Lauroideae.*

Zu den

Persioideae

gehören 3 Gruppen:

I. Stamina des 3. Kreises allermeist mit extrorsen Antheren
  α) fertile Stamina 9 . . . . *Cinnamomeae.*
  β) „ „ 3 . . . . *Eusideroxyleae.*
II. Alle Stamina mit introrsen Antheren . . . . *Litseeae.*



Fig. 301. Persea gratissima, nach WIGHT, Icones V Tab. 1823. 1 Blühender Zweig. 2—4 Perianth und Stamina, die Stamina mit „Stipulae" zeigend. 5 Partialinfloreszenz. 6, 7 Gynoeceum. 8 Frucht, stark verkleinert, erreicht die Größe einer großen Birne. 9 Blütendiagramm.

Zu den *Cinnamomeen* gehören *Cinnamomum, Persea, Machilus, Phoebe, Notaphoebe, Pleurothyrium, Ocotea, Umbellularia, Nectandra, Dicypellium* und *Synandrodaphne.*

Von diesen mögen *Cinnamomum* (Fig. 300) und *Persea* (Fig. 301) abgebildet werden, ersteres ist asiatisch, letztere südamerikanisch.

Zu den *Eusideroxyleae* gehört nur *Eusideroxylon* (Fig. 302 und 303), welches in einer Art von Borneo bekannt ist.

Sehr interessant ist es, daß CONWENTZ im Bernstein der Ostsee *Trianthera eusideroxyloides* (Fig. 300, 6) fand, ganz mit *Eusideroxylon* (Fig. 303, 8) übereinstimmend, und nur durch die Griffelbildung verschieden. Mit Recht sagt PAX, daß dieser gut erhaltene Fund in besonderem Grade die Beachtung der Pflanzengeographen verdient. Bekanntlich sind die Bernsteinfunde, von denen in Fig. 300, 4, 5 schon ein *Cinnamomum* abgebildet wurde, so schön erhalten, daß man meint, den betreffenden Pflanzenteil in corpore vor sich zu haben. Offenbar

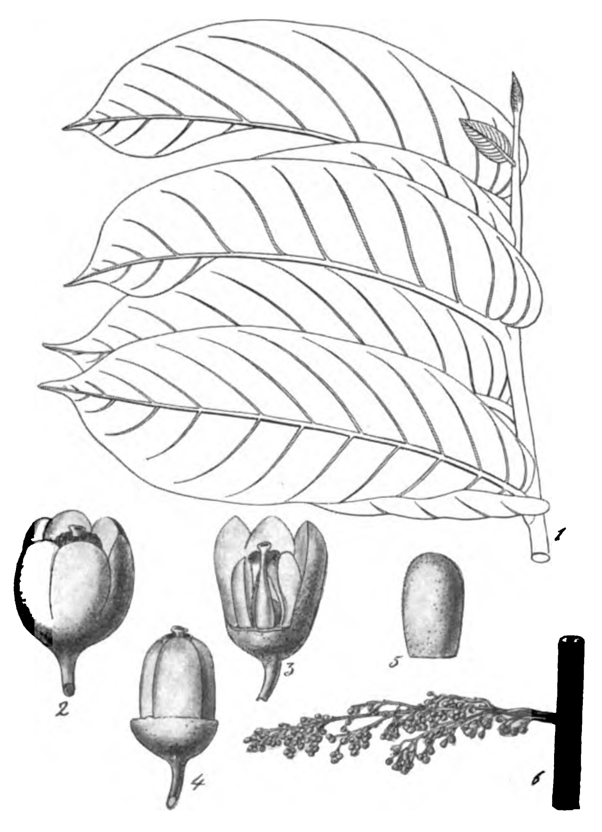


Fig. 302. Eusideroxylon Zwageri T. et B., nach TEYSMANN und BINNENDYK. 1 Spitze eines Zweiges, der in seinem unteren Teile (Fig. 6) blühte. 2 Blüte. 3 Eine solche nach Entfernung zweier Perianthblätter. 4 Blüte nach Entfernung des Perianths, die blattartigen Staminodien zeigend. 5 Perianthblatt. 6 Infloreszenz.

sind die Blüten vom später zum Bernstein erhärteten Harze frisch eingeschlossen worden, infolge ihres Wassergehaltes aber nicht imprägniert. Es liegt denn auch nur der wunderbar erhaltene Hohldruck vor, indem einzelne Kohlepartikelchen die einzigen Reste des Pflanzenteiles darstellen.

Zu den *Litseeae* gehören *Sassafridium, Sassafras, Actinodaphne, Tetradenia, Litsea* und *Dodecadenia,* von welchen *Sassafras* (Fig. 304) aus Nordamerika abgebildet werden mag, *Dodecadenia* aus Britisch-Indien ist wegen des bei den *Lauraceen* sehr seltenen Vorkommens von Einzelblüten interessant.

Die *Lauroideae* werden von PAX in folgender Weise eingeteilt:

A. Beblätterte Sträucher oder Bäume.
 α) Stamina des 3. Kreises mit extrorsen Antheren.
  I. Die 2 oder 3 äußeren Staminalkreise fertil.
   1. Blütenachse unter der Frucht nicht zu einem Becher entwickelt . . . . . . *Appolonieae.*
   2. Blütenachse unter der Frucht zu einem Becher entwickelt . . . . *Cryptocaryeae.*
  II. Nur der 3. Staminalkreis fertil . . . . *Acrodiclidieae.*
 β) Stamina sämtlich mit introrsen Antheren . . *Laureae.*
B. Blattlose, schlingende Schmarotzerpflanzen . . *Cassytheae.*

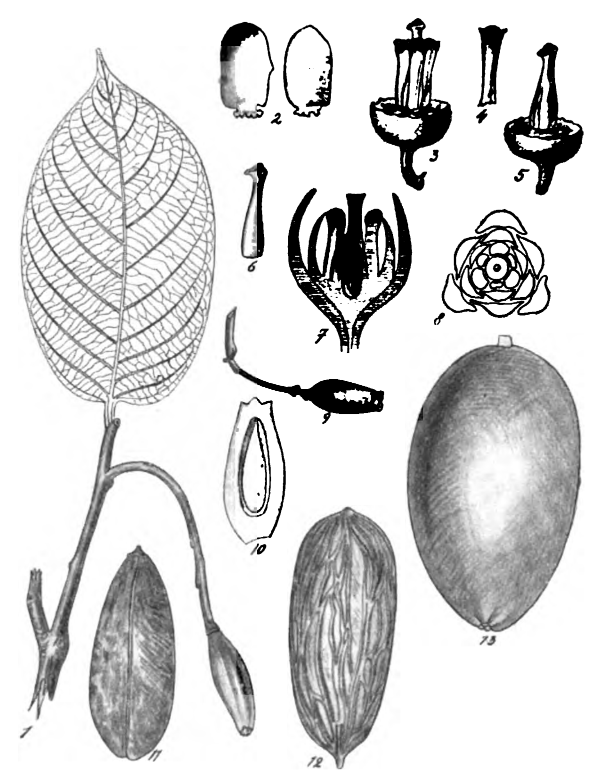


Fig. 303. Eusideroxylon Zwageri T. et B., nach TEYSMANN und BINNENDYK. 1 Zweig mit junger Frucht. 2 Zwei blattartige Staminodien. 3 Blüte nach Entfernung von Perianth und Staminodien, die fruchtbaren Stamina und das Stigma zeigend. 4 Fruchtbares Stamen. 5 Ovar mit den drei inneren Staminodien (nur als Linien unten am Ovar sichtbar). 6 Ovar. 7 Längsschnitt der Blüte, links zwischen dem fruchtbaren Stamen und dem Ovar eins der inneren Staminodien sichtbar. 8 Querschnitt einer Blüte. 9, 10 Junge Früchte. 11 Der Kern des Samens. 12 Der Samen. 13 Reife Frucht.

Der Blütenbau in der Gruppe der *Lauroideae* mag durch Fig. 305 illustriert werden.

Zu den *Appolonieen* gehören: *Appolonias, Beilschmiedia, Dehaasia, Aiouea, Micropora, Potameia, Syndiclis.*

Zu den *Cryptocaryeen* gehören: *Aydendron, Ampelodaphne, Cryptocarya, Ravensara, Cyanodaphne, Icosandra.*

Zu den *Acrodiclidieen* gehören: *Endiandra, Silvia, Acrodiclidium, Miscanteca.*

Zu den *Laureen* gehören: *Lindera, Polyadenia, Laurus, Iteadaphne.*

Zu den *Cassytheen* gehört nur: *Cassytha,* eine *Cuscuta*-artige Pflanze mit etwa 15 Arten, davon eine auf Borneo, eine, *C. filiformis,*

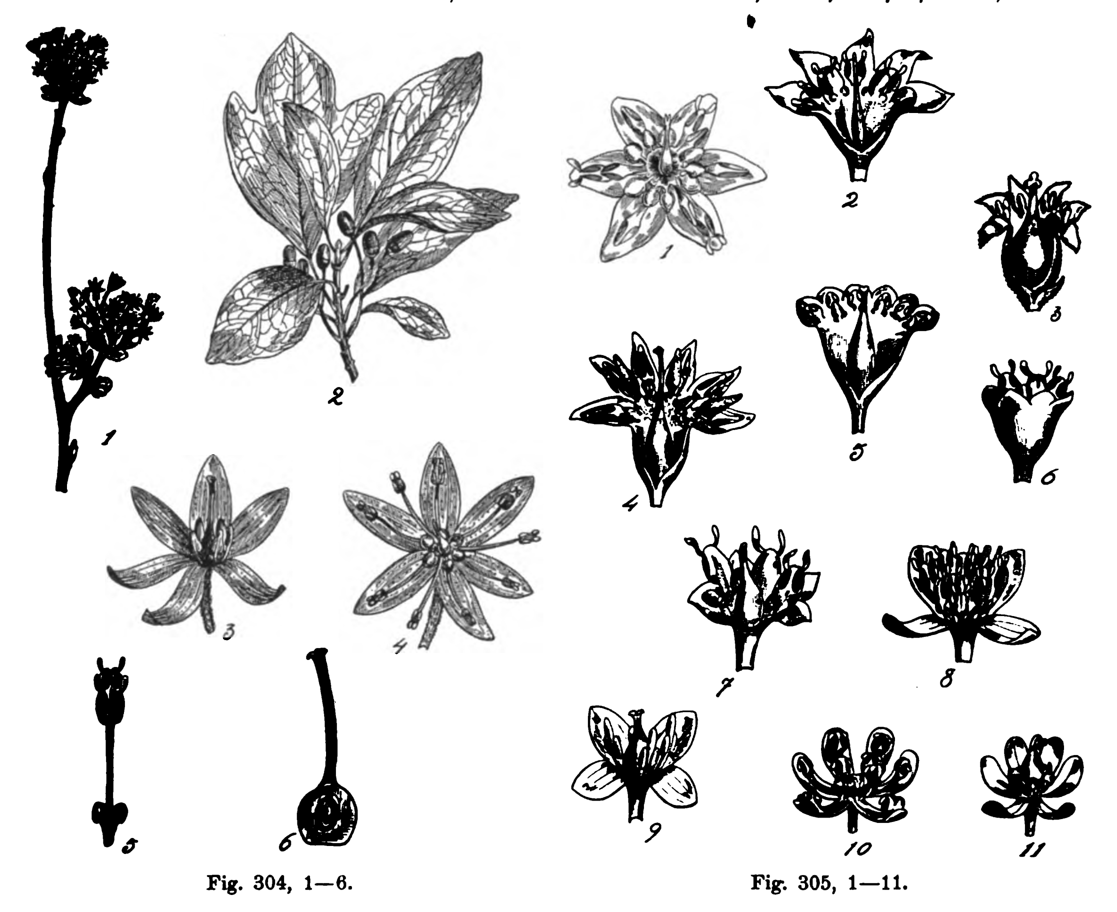


Fig. 304, 1—6. Fig. 305, 1—11.

Fig. 304. Sassafras officinale NEES, nach BERG und SCHMIDT. 1 Blütenzweig der ♂ Pflanze. 2 Zweig der ♀ Pflanze mit reifen Früchten. 3 ♀ Blüte. 4 ♂ Blüte. 5 Stamen des 3. Kreises. 6 Fruchtknoten im Längsschnitt.

Fig. 305. Blütenbau der Lauroideae. 1 Beilschmiedia Roxburghiana NEES, nach WIGHT. 2 ♂ Blüte von Ampelodaphne arunciflora MEISSN. 3 ♀ Blüte von A. macrophylla MEISSN. 4 Cryptocarya moschata MART. 5 Aiouea densiflora NEES. 6, 7 Acrodiclidium Sprucei MEISSN. 2—7 Nach Flora brasiliensis. 8, 9 ♂ und ♀ Blüten von Laurus nobilis, nach BERG und SCHMIDT. 10, 11 ♂ und ♀ Blüten von Lindera Benzoin (L.) MEISSN., nach BAILLON.

in den Tropen beider Hemisphären, alle übrigen in Australien, vorzugsweise in der Nähe des Meeres.

Cassytha filiformis (Fig. 306) zu beobachten hatte ich reichlich Gelegenheit auf Java. Sie ist polyphag, durch ihre grüne Farbe auch

wohl teilweise autotroph und bedeckt große Strecken in der Art unserer *Cuscuta europaea* in üppigster Entwickelung. Ich sah sie nicht nur in der Nähe des Meeres, sondern auch massenhaft bei Tossari in etwa 4000 Fuß Meereshöhe.

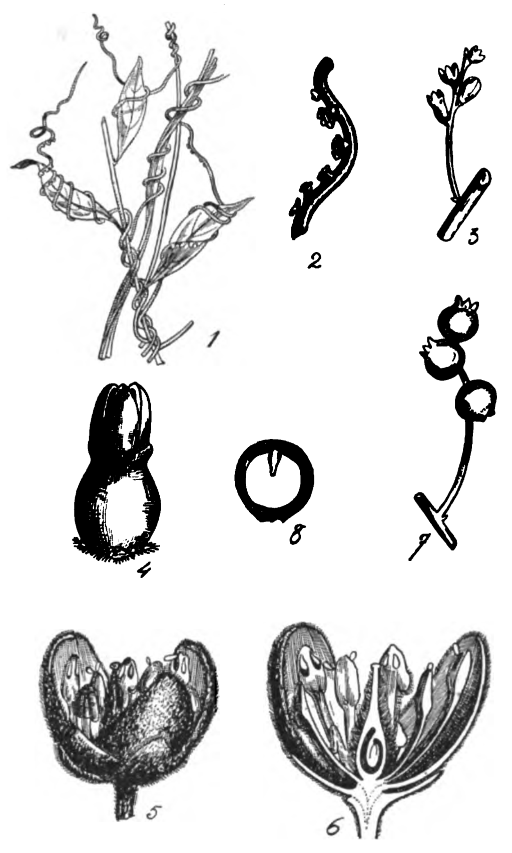


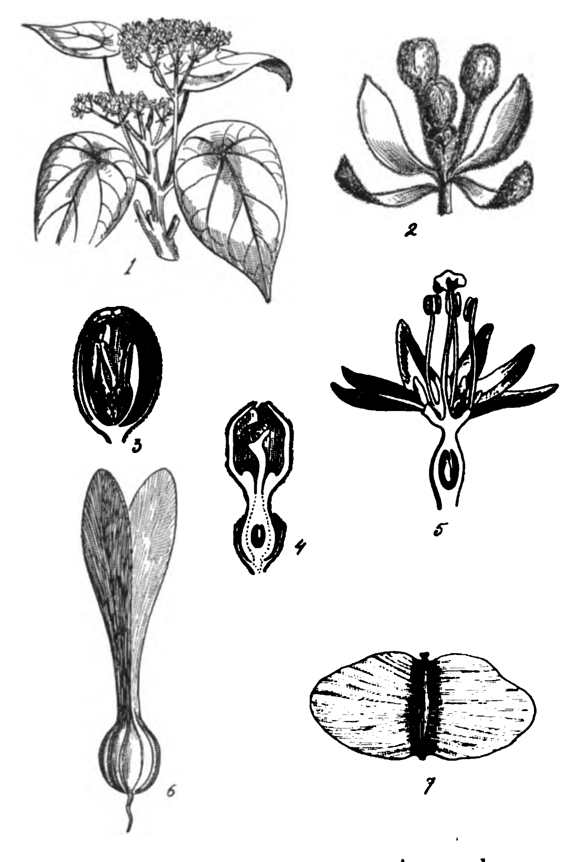
Fig. 306. Cassytha, nach BAILLON und Flora brasiliensis. 1, 2, 3, 4, 7 C. americana NEES. 5, 6, 8 C. filiformis L. 1 Habitus. 2 Zweig mit Haustorien. 3 Blütenzweig. 4 Frucht. 7 Fruchtzweig. 5 Blüte. 6 Selbige halbiert. 8 Samen halbiert.

Die Familie der

Hernandiaceen

wird von HALLIER den *Lauraceen* einverleibt, auch PAX hält sie für nahe mit diesen verwandt, sie unterscheiden sich jedoch von allen *Lauraceen* dadurch, daß sie nur einen Staminalkreis besitzen. Wir leiten sie also wohl am besten von den *Lauraceen* her, durch Reduktion der Staminalkreise und völliges Unterständigwerden des Fruchtknotens.

Es gehören hierher *Gyrocarpus Jacquini* ROX., ein großer Baum aus den Tropen der alten und neuen Welt, *Sparathanthelium*, kletternde Sträucher aus dem tropischen Amerika, *Illigera*, aus dem tropischen

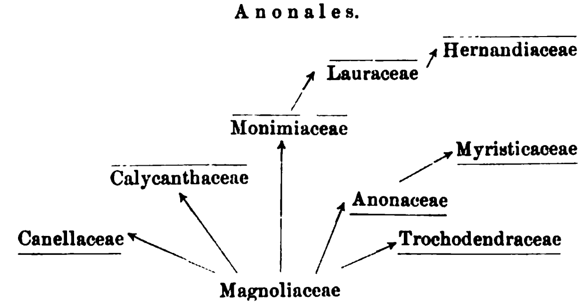


Asien und *Hernandia* aus den Tropen beider Hemisphären. Nebenstehende Figuren mögen einen Eindruck dieser kleinen Familie geben.

Fig. 307. Hernandiaceae. 1 Nach SEEMANN, alle anderen nach BAILLON. 1 Hernandia vitiensis SEEM. 2 Partialblütenstand mit zugehöriger Hülle von H. sonora L. 3 ♂, 4 ♀ Blüte von H. sonora L., halbiert. 5 Blüte, 7 Frucht von Illigera Coryzadenia MEISSN. 6 Frucht von Gyrocarpus Jacquini ROX.

Wir sind also zu folgenden Anschauungen über die Verwandtschaft innerhalb der *Anonales* gelangt (ein oberständiger Fruchtknoten ist in diesem Schema durch einen Strich unter, ein unterständiger durch einen solchen über dem Namen der betreffenden Familie angedeutet):

Anonales.



Es fragt sich jetzt, wie die *Anonales* mit anderen Reihen in Verbindung stehen.

Neunzehnte Vorlesung.

Die Piperinen.

Da kommt dann zunächst die Familie der

Lactoridaceae

in Betracht, welche den Uebergang der *Anonales* zu der Reihe der *Piperinen* bildet, von HALLIER sogar letzterer Reihe zugerechnet wird. ENGLER sagt von ihnen: „Der einzige Vertreter dieser Familie wurde von BENTHAM fälschlich zu den *Piperaceen* gestellt. Die Pflanze gehört aber zweifellos in die Nähe der *Magnoliaceae* und zeigt mancherlei Uebereinstimmung mit *Drimys*, von der sie andererseits erheblich abweicht durch das Vorhandensein von Nebenblättern, durch vollständig quirlige Anordnung sämtlicher Blütenteile und die einfache Blütenhülle.“

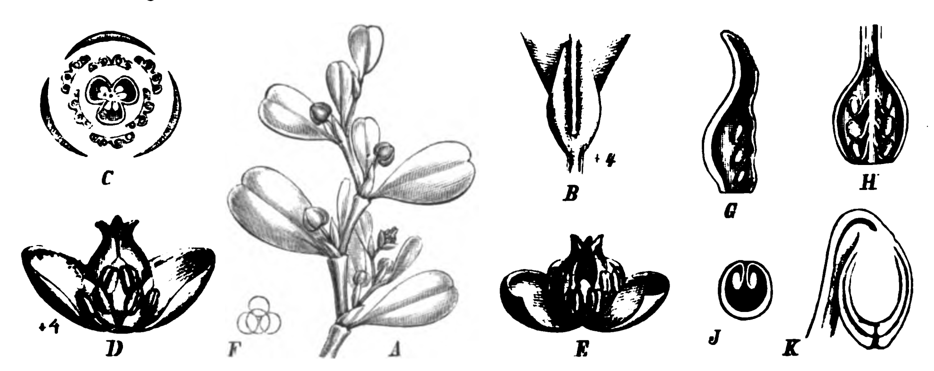


Fig. 308. Lactoris fernandesiana PHILIPPI, nach ENGLER. A Zweig in natürl. Größe. B Basalteil eines Blattes, dessen Stipulargebilde das folgende Stengelinternodium umfaßt. C Diagramm der Blüte. D und E Blüte von der Seite nach Entfernung eines Hüllblattes. F Pollentetrade. G Karpell im Längsschnitt. H Dasselbe am Rücken aufgeschnitten. J Dasselbe im Querschnitt. K Ovulum.

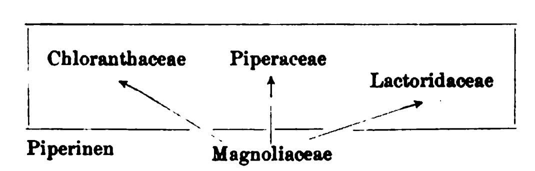
Es gehört hierher nur eine Art: *Lactoris fernandesiana* PHILIPPI, ein etwa $^1/_2$ m hoher Strauch, welcher auf der Insel Juan Fernandez endemisch ist. Die Blüten sind polygam-monöcisch, die Blütenhülle

einfach, dreiblätterig. In den Blüten finden wir 6 Stamina in 2 Quirle gestellt, mit breitem Filament, welches über die beiden voneinander etwas entfernten, nach außen aufspringenden Thecae hervorragt. Der Pollen ist kugelig, zu Tetraden vereinigt. Karpelle sind 3 vorhanden, welche nur wenig miteinander vereinigt sind und einen kurzen, auf der Innenseite von Narbenpapillen besetzten Griffel haben. An der Bauchnaht finden sich 6 hängende, umgewendete Samen. Der Same ist länglich, mit häutiger Samenschale und reichlichem Endosperm, an dessen Spitze der kleine Embryo.

Es ist ein reich verzweigter Strauch mit knotig gegliederten Zweigen, an den Knoten finden sich mehr oder weniger starke Anschwellungen, und dadurch erinnern sie habituell an *Piperaceen*. Die Blätter sind klein, haben Nebenblätter und achselständige Blütenzweige mit 1—3 kleinen Blüten. Vorblätter, welche von Philippi angegeben werden, fand Engler bei Herbarmaterial nicht vor. Unsere Abbildung zeigt nur Zwitterblüten, es kommen aber auf demselben Strauch auch männliche und weibliche Blüten vor.

Ueber die Anatomie sagt Engler: „Wie bei den *Magnoliaceen*, so finden sich auch hier Sekretzellen im Schwammgewebe der Blätter und im Grundgewebe des Stengels. Die Sekretzellen des Blattes bedingen durchsichtige Punkte. Die Zellen der Epidermis der Blattunterseite besitzen kurze abgerundete Papillen. Die Zweige zeigen einen im Verhältnis zum Querschnitt mächtigen, von 2—3 Zellagen breiten Markstrahlen durchsetzten Holzzylinder. Das Holz enthält außerdem noch hofgetüpfelte Gefäße mit einfachen Perforationen und hofgetüpfeltes Holzprosenchym. Den einzelnen Gefäßbündeln entsprechen halbmondförmige Gruppen aus primärem Hartbast im Perizykel. Im Mark finden sich zahlreiche Gerbstoffschläuche, die häufig gerade, zusammenhängende Reihen bilden."

Ob wir nun die *Lactoridaceen* zu den *Anonales* oder zu den *Piperinen* stellen, ist Geschmackssache, um so mehr, als Hallier, der sie zu diesen stellt, sowohl die *Lactoridaceae*, wie die beiden übrigen von ihm zu den *Piperinen* gerechneten Familien in folgender Weise in den *Magnoliaceen* wurzeln läßt:



Andere Familien rechnet Hallier nicht zu den *Piperinen*, indem er von den von uns als eigene Familien betrachteten *Saururaceen* und *Myrothamnaceen* erstere in seine *Piperaceen*, letztere in seine *Chloranthaceen* einschließt. Auf jeden Fall sind wir darüber einig, daß die *Piperinen* in den *Anonalen* wurzeln, eine Meinung, welche jedoch keineswegs allgemein angenommen wird. Ueberhaupt sind die Meinungen über die Zugehörigkeit der hier zu behandelnden Familien sehr geteilt. Während z. B. Engler eine Verwandtschaft der *Saururaceen* und *Chloranthaceen* mit den *Piperaceen* für zweifellos hält, meint Wettstein: „Eine Verwandtschaft mit den *Piperaceen* scheint nicht zu bestehen". Während Wettstein nur eine Familie, die der *Piperaceae*, zu den

Piperinen (Piperales) stellt und die Reihe also den Charakter der Familie hat, charakterisiert HALLIER die Reihe, in welche er, wie schon bemerkt, die *Lactoridaceae* einschließt, in folgender Weise:

„*Piperinen* BARTL. (*Piperales* LINDL., ENGL., exkl. *Lacistema*, welche HALLIER zu den *Flacourtiaceen* stellt). *Symbryum* ausgenommen, noch mit aromatischen Oelzellen im Blatte, meist auch in der Achse. Letztere schon zum Monokotylenbau neigend. Noch Außenkork. Meist mit Nebenblättern, Blüte meist trimer, meist schon ohne Blütenhülle. Same crassinucellat, bitegmisch bis unitegmisch (*Peperomia*), epi- oder apotrop. Embryo noch klein und kurz und noch in reichlichem Endosperm, bei den *Piperaceen* Perisperm."

Von den *Piperinen* stehen die

Saururaceen,

welche ich, nach ENGLER, von den *Piperaceen* getrennt halten möchte, den *Magnoliaceen* wohl am nächsten; sind bei ihnen doch noch bei *Saururus* wie bei den *Lactoridaceen* zwei Kreise von Staubblättern vorhanden, ja sie stehen in der völligen Apokarpie noch auf einer niedrigeren Stufe wie die *Lactoridaceen*, hingegen haben sie die Blütenhülle verloren, und bei *Houttuynia* ist überdies ein Staminalkreis verloren gegangen, während Synkarpie eingetreten ist, sonst erinnern die *Houttuynien* durch ihre großen Stipulae am meisten an *Magnoliaceen*.

Ich möchte deswegen im Schema die *Saururaceen* von den *Lactoridaceen* herleiten, nicht weil ich glaube, daß sie von den *Lactoridaceen* selber herstammen, sondern um zum Ausdruck zu bringen, daß die *Lactoridaceen* von allen jetzt lebenden Familien den Ahnen der *Saururaceen* am nächsten stehen.

Die Blüten sind hermaphrodit und haben keine Blütenhülle, die Karpelle sind 3—6 an der Zahl, frei (*Saururus* pr. p.) oder miteinander verwachsen (*Houttuynia*, *Anemiopsis*), die Ovula stehen auf den Rändern der Karpelle, bei Verwachsung also wandständig, die Samen haben Endosperm mit kleinem Embryo und Perisperm.

Die *Saururaceen* sind Kräuter mit unterirdischem Rhizom; die Stengel haben spiralig stehende, große Blätter mit Nebenblättern und ährige Blütenstände.

Die Gefäßbündel des Stengels stehen in einem Kreise, bei *Saururus* sind jedoch noch Andeutungen eines zweiten Kreises vorhanden.

Die Blütenverhältnisse haben nach ENGLER deswegen Interesse, weil sie einen ursprünglichen Typus darstellen, aus dem sich möglicherweise die Blütenverhältnisse der *Piperaceen* entwickelt haben. ENGLER meint damit aber nicht aus den *Magnoliaceen*, sondern betrachtet die *Saururaceen* als niedrige *Achlamydeen*, welche er sofort den *Casuarinaceen* folgen läßt. Die primitivste Gattung ist sicher *Saururus* mit seinen 6—8 Staubblättern und 3—4 (bisweilen auch 5—6) freien oder bloß am Grunde zusammenhängenden Karpellen. In den Früchten entwickelt sich nur 1 Same. Es sind Kräuter mit herzförmigen Blättern und kleinen Blüten in endständiger Traube. Jede Blüte steht in der Achsel einer eiförmigen Braktee, mit welcher sie meistens verwachsen ist.

Der Uebergang von der Struktur des Stammes in die der Wurzel, die Hypokotylstruktur also, wurde von F. G. HILL (On the seedling-structure of certain Piperales, Ann. of Bot., XX, 1906, p. 161 ff.) untersucht. Er findet folgendes:

Während bei *Piper* das Gefäßbündelsystem der Wurzeln hauptsächlich von den Kotyledonarbündeln stammt, sind diese bei *Peperomia* unwichtig, und die Wurzelstele wird von den Bündeln der Plumula gebildet. *Saururus* und *Houttuynia* stimmen in dieser Hinsicht mit *Peperomia* überein.

Zu den *Saururaceen* gehören nur 2 Arten, *S. Loureirii* DC. in Ostasien, von den Philippinen bis Japan, und *S. cernuus* im atlantischen Nordamerika von Kanada bis Louisiana. Beide Arten wachsen an sumpfigen Stellen.

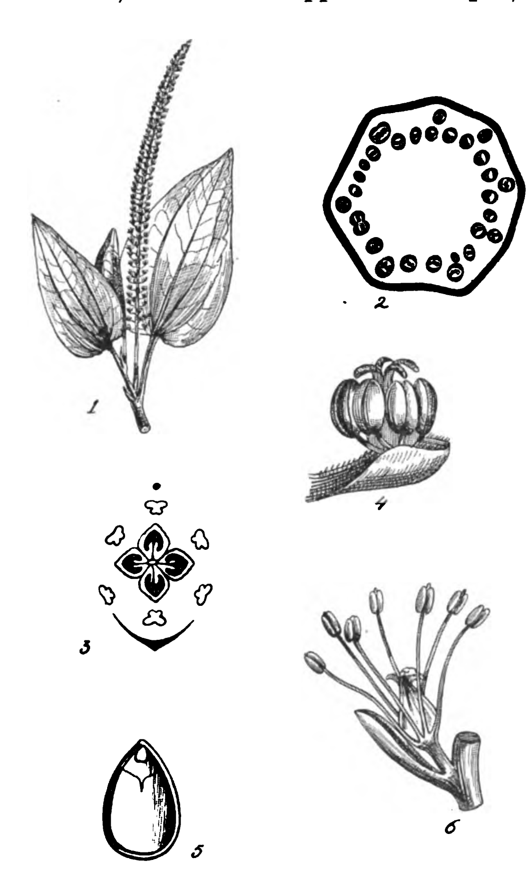


Fig. 309. Saururus cernuus und Loureirii, nach ENGLER. 1 S. L., Zweig. 2 S. c., schematischer Querschnitt des Stengels. 3 S. c., Blütendiagramm. 4 S. L., Blüte. 5 S. L., Samen im Längsschnitt. 6 S. c., Blüte.

Die Entwickelung von *Saururus cernuus* wurde von JOHNSON in Bull. Torrey Bot. Club, XXVII, 1900, p. 365—372, Pl. 23 untersucht. Ihm sei folgendes entnommen:

Die 1—3 Blütenähren sind der Anlage nach terminal, werden aber bald durch das stärkere Wachstum der letzten lateralen Sproßknospe beiseite gedrückt. Die nackte Blüte besteht aus 6 Staubblättern und meistens 4 Karpellen, welche an der Basis etwas miteinander verwachsen sind, und steht auf der Oberseite der löffelförmigen Braktee. Nach DE CANDOLLE ist die Blüte bisweilen gestielt in der Achsel der Braktee. Die Stamina entstehen auf der Oberseite der Braktee, wenn diese nur noch eine geringe Schwellung an der Seite der Achse darstellt. Bald nachher erscheinen die Karpelle als hufeisenförmige Erhebungen im Zentrum des Staminalkreises. Jedes Staubblatt hat 4 Pollensäcke, welche den Pollen ausstreuen, wenn in der Blüte, welcher sie angehören, die definitive Makrospore gebildet ist. Sie sind dann binukleär, ihre Keimung wurde nicht beobachtet. Bald nachdem die Ränder des Karpells sich berühren und noch bevor sie weit oberhalb der Basis miteinander verwachsen sind, bildet sich an der Innenseite jeder Karpellhälfte ein Ovulum (ov, Fig. 310, 2). Die Ovula sind sessil, orthotrop, und stehen zunächst transversal. Sie entstehen in etwa gleicher Höhe, bald aber dringt das eine, das sich weiter entwickelnde, nach oben und füllt dann fast die ganze Ovarhöhlung aus, indem es das

andere quer und abgeflacht gegen den Boden der Ovarhöhlung andrückt (nc, Fig. 310, 4). Die reife Frucht (Fig. 310, 6) enthält demnach nur einen Samen.

Nur eine axiale Archesporzelle wird gebildet; aus ihr entsteht das Tapetum und das definitive Archespor. Ersteres bildet nur wenige Zellen (tp, Fig. 310, 5), aus letzterem entsteht als unteres Teilungsprodukt die einzige sich entwickelnde Makrospore (es, Fig. 310, 3). Die Keimung der Makrospore verläuft nach dem üblichen Angiospermentypus (Fig. 310, 1).

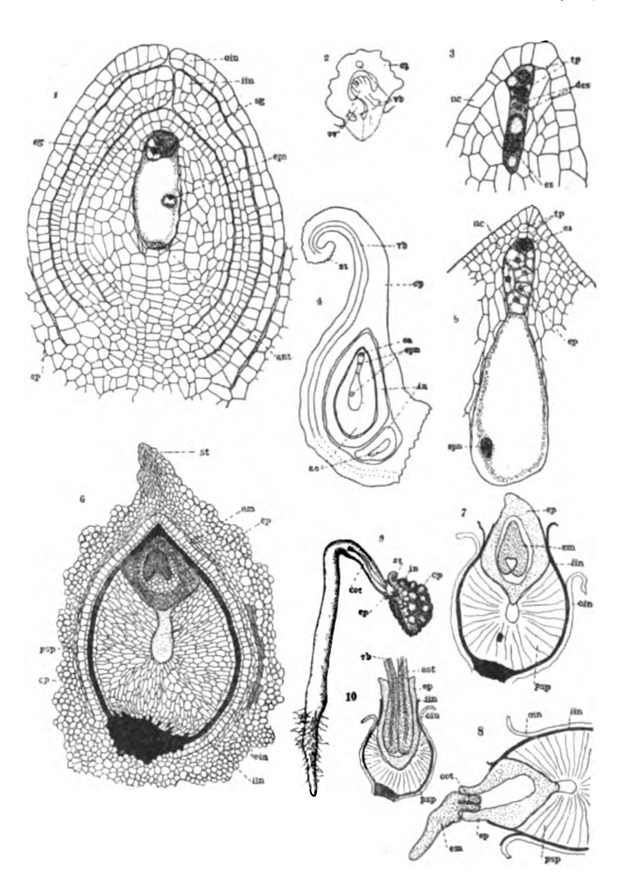


Fig. 310. **Saururus cernuus**, nach JOHNSON. Abkürzungen: ant Antipoden, cot Kotyledon, cp Karpell, des degenerierende Embryosackmutterzelle, ea Eiapparat, eg Ei, em Embryo, ep Endosperm, epn Endospermnucleus, es Embryosackmutterzelle, in Integument, iin inneres Integument, oin äußeres Integument, nc Nucellus, ov Ovulum, psp Perisperm, sg Synergide, st Stigma, tp Tapetumzelle, vb Gefäßbündel. 1 Längsschnitt eines Ovulums mit reifem Embryosack. 2 Querschnitt eines Karpells in der Nähe der Basis, zwei Ovula zeigend. 3 Nucellusspitze mit Tapetumzellen, einer funktionierenden und zwei degenerierenden Embryosackmutterzellen. 4 Längsschnitt eines Karpells, zwei Ovula zeigend, von denen das eine einen flaschenförmigen Embryosack zeigt. 5 Längsschnitt eines etwas älteren Embryosackes. 6 Längsschnitt einer reifen Frucht, die Größenverhältnisse von Embryo, Endosperm und Perisperm zeigend. 7 Längsschnitt eines keimenden Samens, das Herausdrücken des Endosperms zeigend. 8 Idem, etwas älter, den Embryo mit den Kotyledonen im Endosperm zeigend. 9 Ein 20 Tage alter Keimling. 10 Längsschnitt des Samens und der Kotyledonen eines solchen Keimlings, das Vordringen des Endosperms in das Perisperm zeigend.

Auch die Antipoden sind zunächst sehr deutlich, degenerieren aber alsbald. Der Embryosack wächst nun stark heran, in den Nucellus herunter und wird flaschenförmig (Fig. 310, 4), offenbar findet — wenn dies auch nicht gesehen wurde — zu dieser Zeit Befruchtung statt, denn bald nachher teilt sich der Endospermkern. Einer der Tochterkerne bleibt in dem halsförmigen Teile des Embryosackes liegen, der andere begibt sich in dessen bauchförmigen Teil, und dann wird eine Querwand an der Basis des halsförmigen Teiles gebildet, der Embryosack also in zwei ungleich große Endospermzellen zerlegt. Die untere von ihnen wächst bedeutend

heran, teilt sich aber nie weiter und fungiert wahrscheinlich als Haustorium (Fig. 310, 5, 6).

Die obere Endospermzelle teilt sich wiederholt (Fig. 310, 5, 6) und bildet das Endosperm; die Bildung des Embryos aus der Zygote fängt an, wenn 12 oder mehr Endospermzellen gebildet sind. Ein Suspensor wird gebildet (Fig. 310, 6). Das Endosperm dringt bloß eine kurze Strecke in den Nucellus vor, dessen größerer Teil zum Perisperm wird (Fig. 310, 6), welch letzteres bedeutend heranwächst. Zur Keimung ist die Einwirkung des Lichtes erforderlich, das erste Resultat ist eine Schwellung des Endosperms, das die Samenschale zersprengt und dann alsbald aus dem Riß hervorragt (Fig. 310, 7). Dieses Endosperm hält die Kotyledonen aber fest (Fig. 310, 8, 9, 10), sogar noch wenn die Hauptwurzeln in die Erde eingedrungen und der Same nur noch an die Spitze der Kotyledonen befestigt ist (Fig. 310, 9, 10). Das Endosperm fungiert offenbar als Saugorgan zur Entleerung des Perisperms, wird aber schließlich selbst auch ganz ausgesogen.

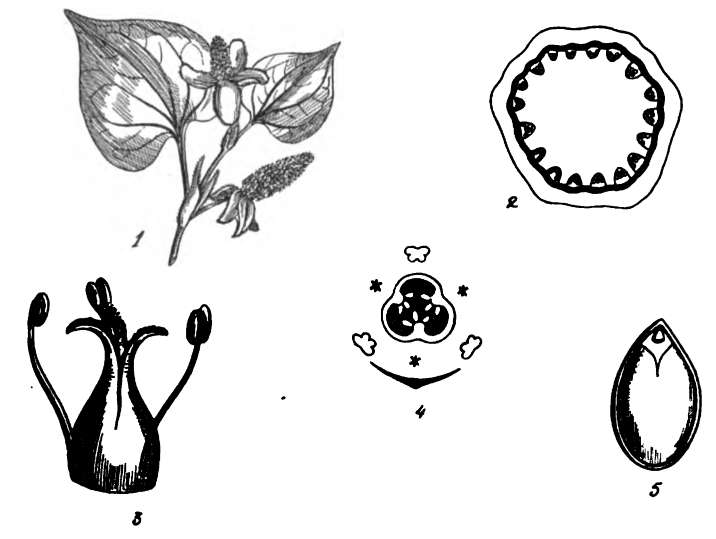


Fig. 311. Houttuynia cordata THUNB., nach ENGLER. 1 Oberer Teil eines Zweiges. 2 Stammquerschnitt. 3 Blüte. 4 Diagramm der Blüte. 5 Same im Längsschnitt.

Besonders primitive Merkmale liegen demnach nicht vor. Der Umstand, daß nicht erst viele freie Kerne aus der Teilung des Endospermkernes hervorgehen, sondern gleich Endosperm z e l l e n gebildet werden, ist nichts Besonderes, sondern wurde von HOFMEISTER bei mehr als 20 Angiospermenfamilien nachgewiesen. Daß nur eine der beiden Tochterzellen das Endosperm bildet, ist keineswegs auf *Saururus* beschränkt. Genau so wie *Saururus* bilden *Asarum*, *Nymphaea*, *Plantago*, die *Campanulaceae*, *Labiatae* etc. nur in der oberen Endospermtochterzelle Endosperm aus, während *Catalpa*, *Acanthus* u. a. es in der unteren tun. Der wenig entwickelte Embryo und das kleine Endosperm werden ebenfalls nicht nur bei den *Piperaceen* gefunden, sondern auch bei *Nuphar*, *Brassenia* und anderen *Nymphaeaceen* sowohl, wie bei vielen parasitischen Gattungen verschiedener Familien, und ein bedeutendes Perisperm findet

man bei manchen *Chenopodiaceen* und *Caryophyllaceen*, sowie bei den *Cannaceen* unter den Monokotylen. JOHNSON schließt, indem er sagt: „Alle diese Tatsachen scheinen mir zu zeigen, daß *Saururus* nicht zu den höheren Dikotylen gehört, aber zur Erhärtung der Ansicht, daß sie zu den allerniedrigsten gehören soll, muß man als einzige Stütze die Abwesenheit eines Perianthes anführen.“ Offenbar spricht die Entwickelung des Samens von *Saururus* also nicht gegen die Stellung, welche wir ihr hier in der Nähe der *Magnoliaceen* anweisen, und ihre Keimung spricht sehr für ihre Einreihung am Anfang der *Piperinen*-Reihe.

Außer *Saururus* gehören zu den *Saururaceen* noch zwei monotypische Gattungen, *Houttuynia*[1]) und *Anemiopsis*[1]) (*A. californica* H. et K. in Neukalifornien). *Houttuynia* ist eigentlich ein *Saururus*, welcher einen Staminalkreis verloren hat und welcher besonders auffällt durch die großen, perianthartigen Hochblätter an der Basis der Infloreszenz, wodurch diese an gewisse *Aroideen* erinnert. Es gehört hierher bloß *Houttuynia cordata* aus Japan, wo sie ein gemeines Unkraut in Gräben von Städten und Dörfern bildet. Ueberdies kommt sie in China, Cochinchina und im Himalaya vor.

Im Stamme von *Houttuynia* stehen die Gefäßbündel wie bei den Dikotylen üblich, sind aber von einer gemeinsamen Sklerenchymscheide eingeschlossen. Wie *Houttuynia*, so hat auch *Anemiopsis californica* ein petaloides Involucrum an der Basis der Infloreszenz, sie hat aber meistens 6 Stamina und 3 Karpelle, hat aber ihr Ovar halb in der Blütenachse eingeschlossen, etwa wie bei *Piper*.

Mit den *Saururaceen* sind denn auch meines Erachtens wohl sicher die

Piperaceen

verwandt. Ihre Blüten sind zwitterig oder eingeschlechtlich und entbehren der Blütenhülle. Stamina 1—10, Fruchtknoten mit 1—4, selten mehr Narben, einfächerig, mit einem grundständigen orthotropen Ovulum. Samen mit Endosperm und Perisperm. Bei allen *Piperaceen* kommt mehr als ein Kreis von Gefäßbündeln vor, bei *Peperomia* sind die Gefäßbündel ganz wie bei Monokotylen angeordnet, sie sind aber offen.

Die Blüten der meisten *Piperaceen* lassen sich nach ENGLER zurückführen auf ein Diagramm mit Tragblatt, mit zwei dreigliedrigen Staubblattkreisen und einem aus 3 Fruchtblättern gebildeten Gynoeceum.

Sie ließen sich also von einem Typus wie *Saururus* herleiten, der aber in der Blüte durch Reduktion der Zahl der Staubblätter, welche bei *P. nigrum* z. B. auf 2 fallen kann, rückgebildet ist. Bei *Peperomia* treffen wir ebenfalls zwei Staubblätter an, aber nur ein Karpell. Es fragt sich nun, ob *Peperomia* von *Piper* hergeleitet werden kann. Dies ist in der Blütenstruktur natürlich recht gut möglich durch die Annahme, daß die Zahl der Karpelle auf eins reduziert ist. Es wäre also in dieser Hinsicht *Peperomia* als eine in Vergleich mit *Piper* reduzierte Form zu betrachten. Gibt es für diese Auffassung nun noch andere Gründe?

1) Vorläufige Mitteilungen über Embryosack und Samen sollen vorkommen in JOHNSON, Seed Development in the Piperales and its bearing on the relationship of the order, JOHNS HOPKINS University Circular, No. 178, p. 28—31, 1905 (mir nicht zugänglich).

Aus einem vergleichenden Studium der Sämlingstruktur von *Piper* und *Peperomia* schließt T. G. HILL ebenfalls, daß *Peperomia* reduziert ist; wörtlich sagt er p. 173: „the writer is in full accord with this view that *Peperomia* is a reduced genus".

Die wichtigste Reduktion, welche bei *Peperomia* eingetreten ist, ist aber sicher der Verlust des Kambiums im Stengel, wodurch die dikotyle Anordnung in die monokotyle übergegangen ist. Während wir unter den *Gymnospermen* viele Formen mit einer Eustele, mit im Ring angeordneten Gefäßbündeln, z. B. die *Coniferen*, kennen, gibt es weder eine *Gymnosperme*, noch eine Gefäßkryptogame mit einer Anordnung der Gefäße wie bei den Monokotylen.

Wir müssen uns also wohl die Gefäßbündelanordnung der Monokotylen aus dem Stammtypus der Dikotylen durch Verlust des Kambiums hervorgegangen denken. Das ist nun, wie Miss SARGANT (Reconstruction of a Race of primitive Angiosperms) p. 141 betont, sehr gut möglich. Sowohl bei Mono- wie bei Dikotylen treten die Blattbündel in den Stamm in einem Kreise geordnet ein; bei den Dikotylen wird diese Anordnung durch das bald angelegte Kambium dauernd erhalten, bei den Monokotylen aber, wo das Kambium fehlt, gibt es nichts, um die Gefäßbündel auf der Zylinderoberfläche zu halten, Torsionen treten infolgedessen auch auf, und die regelmäßige Anordnung geht sehr bald verloren.

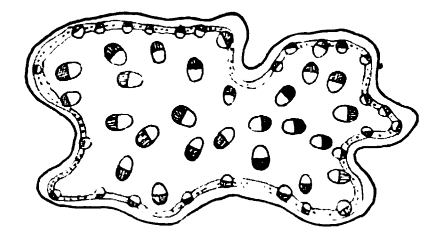


Fig. 312. Podophyllum peltatum. Schematischer Querschnitt durch den Stengel nach SOLEREDER. Bastteile der Gefäßbündel schraffiert, Holzteile weiß.

Daß in der Tat durch Verlust des Kambiums unregelmäßige Anordnung entsteht, zeigte HOLM an *Podophyllum*, wo nach Unterdrückung des Kambiums die Anordnung der Gefäßbündel monokotyledonär wird. Die eigentümlichen Erscheinungen im Embryosack von *Peperomia* sind nach JOHNSONS Meinung ebenfalls nicht primitiv, sondern abgeleitet, darüber aber später. Nach alledem ist es wohl am besten, die *Piperaceen* von den *Saururaceen* herzuleiten und deren Besprechung mit den Verwandten von *Piper* als den am wenigsten abgeleiteten anzufangen, die *Peperomien* und Verwandte aber von der *Piper*-Gruppe herzuleiten.

Wir können dann die *Piperaceen*, wie folgt, einteilen:

A. 2—4 synkarpe Karpelle . . . . *Pipereae.*
B. 1 freies Karpell (durch Reduktion aus A entstanden) *Peperomiae.*

Fangen wir also die Besprechung mit den

Pipereen

an. Die Unterfamilie kann in folgender Weise eingeteilt werden:

a) Die äußeren Gefäßbündel zu einem Ringe vereinigt, die inneren zerstreut oder in 1 oder 2 Kreisen:

α) Blüten zwitterig, in Trauben, Griffel entwickelt, Staubblätter 6. Früchte mit Häkchen besetzt *Zippelia.*

β) Blüten zwitterig oder eingeschlechtlich. Blüten meist in Aehren, selten in Trauben. Staubblätter 6—2 *Macropiper, Heckeria, Piper, Chavica.*

γ) Blüten eingeschlechtlich, einhäusig, 1 Staubblatt *Nematanthera.*

b) Gefäßbündel zu einem einzigen Zentralstrang vereint *Verhuellia.*

Die Abgrenzung der Genera innerhalb der *Pipereen* ist sehr schwer; es fragt sich sogar, ob sich nicht alle zu dem Genus *Piper* bringen lassen. Zwar scheint *Zippelia* mit ihren 6 Staubblättern und zwitterigen Blüten viel primitiver als die meisten *Piper*-Arten mit ihren eingeschlechtlichen Blüten mit 2—3 Staubblättern, aber die Untergattung *Steffensia* von *Piper* zählt Arten, welche ebenfalls zwitterige Blüten mit 6 Staubblättern haben, ja es gibt innerhalb des Genus *Piper* noch Arten mit 10 Staubblättern. Ob *Nematanthera* mit ihren extrem reduzierten Blüten deswegen generisch von *Piper*, bei dem die Zahl der Staubblätter zwar nicht auf 1, aber doch vielfach auf 2 reduziert ist, getrennt werden soll, ist ebenfalls fraglich, und *Macropiper*, *Heckeria* und *Chavica* werden vielfach zu *Piper* gerechnet, wogegen die Blütenstruktur keine Schwierigkeit macht; hat doch *Macropiper* eingeschlechtliche Blüten, die ♂ mit 2—3 Staubblättern und die ♀ mit 3 Narben, wie die Sektion *Eupiper* von *Piper*, von welcher sie sich nur durch die Verzweigung in der Blütenregion unterscheidet, welche bei *Macropiper* und *Heckeria* monopodial, bei *Piper*, *Chavica* und *Nematanthera* sympodial ist. Auch *Heckeria* mit ihren zwitterigen Blüten mit 2—3 Staubblättern und 3 Narben braucht deswegen nicht aus *Piper* ausgeschlossen zu werden, und *Chavica* mit ihren zweihäusigen Blüten mit 2—4 Staubblättern erst recht nicht. Auch darüber, ob *Verhuellia* mit ihren zwitterigen oder polygamen Blüten und 2 Staubblättern, bei 3—4 Narben, auf Grund ihres reduzierten Gefäßbündelsystems generisch von *Piper* getrennt werden soll, kann man verschiedener Meinung sein. Ueberhaupt ist der Umstand, daß Genera, wie hier bei den *Piperaceen*, schwer zu begrenzen sind, für den Phylogenetiker nur erfreulich, und in der Tat sind wohl alle obengenannten Genera zu einer Zeit mit *Piper* vereinigt, zu einer anderen abgetrennt und zu einer dritten wieder damit vereinigt worden.

Als Typus der *Piperinen* darf der schwarze Pfeffer,

Piper nigrum L.,

hier nach Baillon besprochen werden. *Piper nigrum* ist eine dünnstengelige, knotige Schlingpflanze mit alternierenden Blättern, welche oval-akuminat, fiedernervig sind und 2 abfallende Stipulae haben. Die Blüten stehen in langen Aehren, jede Blüte in der Achsel einer Braktee. Sie sind hermaphrodit oder eingeschlechtlich.

Die Blüte von *Piper nigrum* scheint aus einem halbmondförmigen Deckblatte und zwei vorblattartigen Schuppen zu bestehen (Fig. 313 B), da diese letzteren aber überall sonst fehlen, sind sie wohl keine Vorblätter, sondern nur Auswüchse der Achsenhöhlung, in welche die Blüte

hier wie bei *Anemiopsis* unter den *Saururaceen* eingesenkt ist. Die hermaphroditen Blüten besitzen außer dem Tragblatte (Deckblatte) ein unilokulares, sessiles Ovar, mit kurzem Stiele und 3 bis 4 zurückgeschlagenen Narben. Das einzige Ovulum ist orthotrop. Die Zahl der Stamina beträgt 2, sie stehen lateral in bezug auf das Ovarium und haben ein kurzes, fadenförmiges Filament mit bilokularer Anthere, welche mittels zweier Längsspalten sich öffnet, schließlich in 4 Klappen sich teilt. Die Frucht ist eine einsamige Beere mit Perisperm und Endosperm (Fig. 313 C).

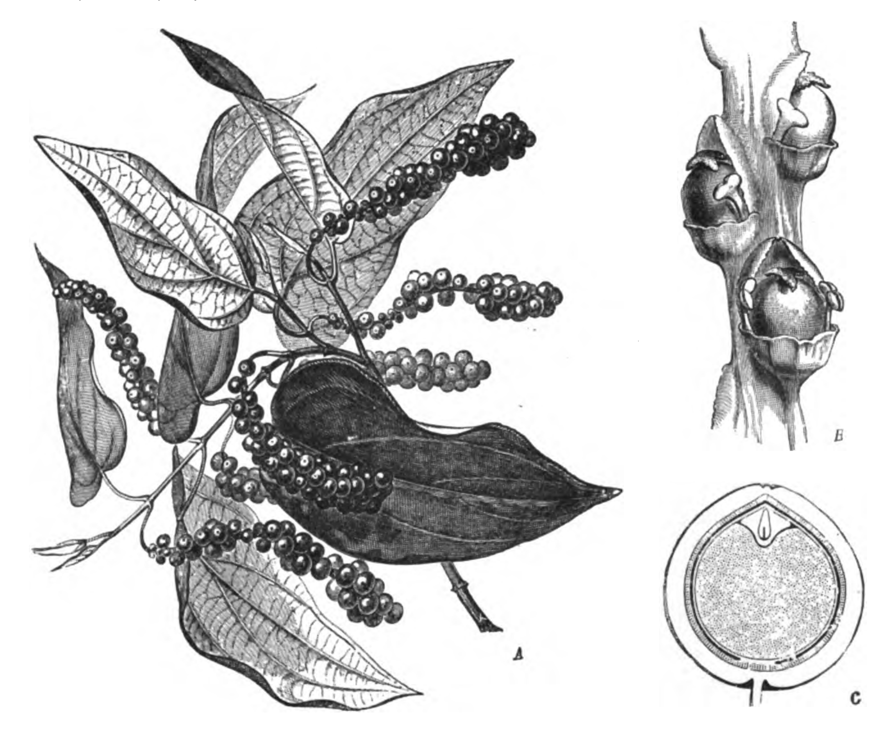


Fig. 313. Piper nigrum L., nach BAILLON. A Zweig mit Fruchtähren, 2/3 nat. Gr. B Teil einer Aehre, 6mal vergrößert. C Frucht im Längsschnitt, zeigt den vom kleinen Endosperm eingeschlossenen Embryo und an das Perisperm angrenzend das darunter gelegene mächtige Endosperm.

Die Verbreitung der *Pipereae* ist folgende:

Zippelia mit einer Art: *Z. begoniaefolia* Bl. in Java, eine Pflanze mit kriechendem Rhizom und wenig verzweigtem Stengel; *Macropiper* mit 6 strauchförmigen Arten auf den Inseln des Stillen Ozeans. *Heckeria* mit 8 Arten in Südamerika; *Piper* mit etwa 600 Arten, Sträucher, oft kletternd, selten Bäume oder Kräuter in den Tropenländern der alten und neuen Welt, besonders im tropischen Amerika und in dem indischen Monsungebiet, von da in Ostasien bis Japan, verhältnismäßig wenige in Afrika; *Chavica* mit 5 kletterstrauchigen Arten im indisch-malayischen Gebiet; *Nematanthera* mit 2 Arten in Guyana und *Verhuellia* mit 2 Arten auf S. Domingo und Cuba.

Die Blütenentwicklung von *Piper*

wurde an *P. adunca* L. und *P. medium* JACQ. von JOHNSON (Bot. Gaz., Vol. 34, 1902, p. 321: On the development of certain Piperaceae) untersucht; da beide sich gleich verhalten, beschrieb er nur *P. medium*. Diese Pflanze hat hermaphrodite Blüten in einer 4—8 cm langen Aehre, diese haben 6 Stamina, von denen die 3 äußeren zuerst erscheinen, und einen Fruchtknoten, der sich durch Verwachsung von 3 Karpellen bildet, mit 3 Narben und einem bitegminären orthotropen Ovulum. Das Archespor bildet eine Gruppe von Tapetumzellen oberhalb der Makrosporenmutterzelle, welche ohne weitere Teilung direkt zum Embryosack wird. Die Keimung des Embryosackes bietet nichts Besonderes, sie verläuft nach dem gewöhnlichen *Angiospermen*-Typus, wohl aber die Bildung des

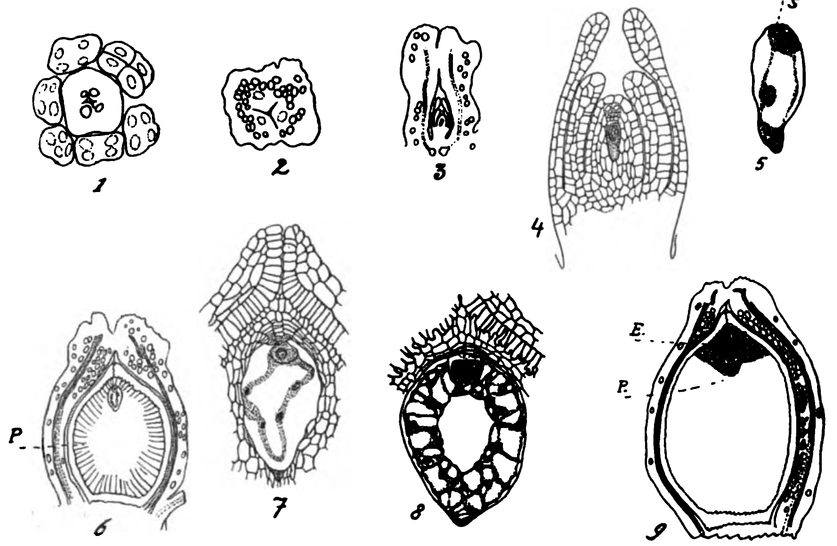


Fig. 314. Piper medium JACQ. Blütenentwickelung nach JOHNSON. 1 Oberansicht einer jungen Blüte. An der Peripherie die 6 Stamina, in der Mitte der Fruchtknoten. 2 Querschnitt eines jungen Fruchtknotens, Andeutungen der 3 diesen bildenden Karpelle zeigend. Die vielen Kreise geben die Lage der Oelzellen an. 3 Längsschnitt des Fruchtknotens mit Ovulum. 4 Längsschnitt des Ovulums, oberhalb des Embryosackes ein deutliches Tapetum. 5 Längsschnitt des Embryosackes. S Synergide. 6 Längsschnitt einer fast reifen Frucht. P. Perisperm. 7 Die mikropyläre Region desselben; im Embryosack das multinukleäre, nicht celluläre Endosperm. 8 Aelterer Embryosack mit peripherer Endospermschicht. 9 Längsschnitt einer reifen Frucht, E. Endosperm, P. Perisperm.

Endosperms. Der sekundäre Endospermkern (Befruchtung wurde leider nicht beobachtet) teilt sich in der üblichen Weise in eine Anzahl sich parietal einstellender Kerne, dann aber tritt eine Art von Endospermbildung ein, welche an die Prothalliumbildung der typischen *Coniferen* erinnert. Es bilden sich nämlich Alveolen, welche sich jedoch schon an der Innenseite schließen, bevor sie sich in der Mitte begegnen. Es wird dadurch ein wandständiges, hohles Endosperm gebildet (Fig. 314, 8), und in der Höhlung befinden sich keine Kerne; trotzdem schließt sich diese Höhlung später, wie JOHNSON vermutet, infolge Teilung des wandständigen Endosperms.

Im reifen Samen bildet das Endosperm eine etwa kreiselförmige Masse von mehreren hundert Zellen.

Während der Entwickelung des Endosperms ändert sich die Eizelle zunächst nur wenig, später aber teilt sie sich zu einem kugeligen Embryo, welcher in den ältesten, wahrscheinlich reifen Samen, welche zur Beobachtung kamen, im Längsschnitt aus 30—40 Zellen bestand und außer einem schwach entwickelten Suspensor keine weitere Differenzierung zeigte.

Die Embryozellen scheinen nur Protoplasma zu enthalten, das Endosperm (Fig. 314, 9 E.) viel Eiweiß. Der Nucellus wächst kräftig heran, und seine Zellen fangen bald an, sich mit Stärke zu füllen, so daß das Perisperm (Fig. 314, 9 P.), wie wir dies stark entwickelte Nucellargewebe nennen, schließlich von Stärke strotzt.

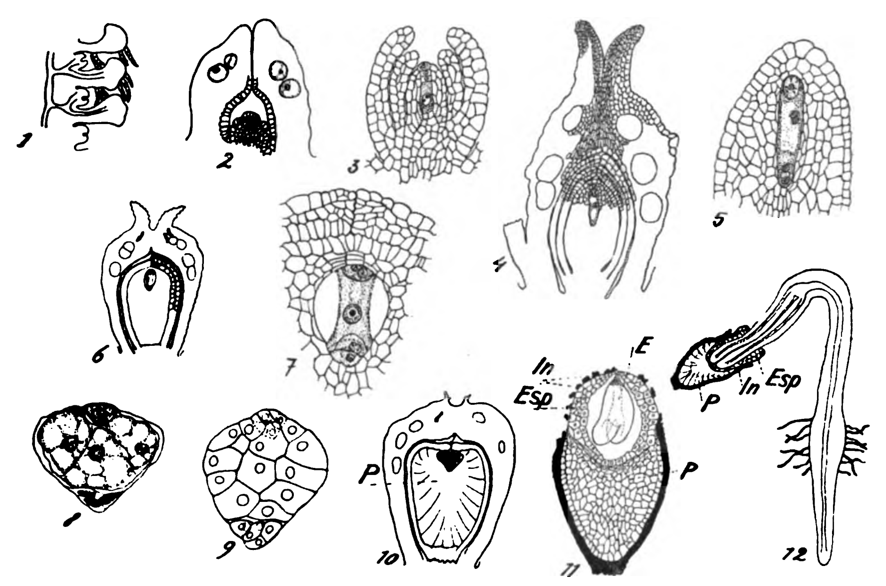


Fig. 315. Heckeria umbellata L., nach JOHNSON. 1 Teil eines Längsschnittes der Aehre, drei Fruchtknoten und drei Brakteen zeigend. 2 Längsschnitt eines jungen Ovars und Ovulums, die in den Karpellen angegebenen Zellen sind Oelzellen. 3 Längsschnitt eines älteren Ovulums mit Embryosack und Tapetum. 4 Längsschnitt der Frucht mit Embryosack. 5 Embryosack der Fig. 4. 6 Längsschnitt der Frucht mit fertigem Embryosack. 7 Embryosack: oben Eizelle und Synergide, in der Mitte Endospermkern, unten Antipoden. 8 Aelterer Embryosack, unten Antipoden, in der Mitte die großen Endospermzellen, oben Zygote und links davon die Synergide. 9 Aelteres Stadium, oben der Embryo, unten die Antipoden. 10 Frucht mit Embryo im kleinen Endosperm eingebettet, P Perisperm. 11 Längsschnitt des keimenden Samens. Oberhalb der punktierten Linie ist die Stärke aus dem Perisperm geschwunden. E Embryo. In Integumentreste. Esp Endosperm. P Perisperm. 12 Aelteres Stadium.

Die Blütenentwickelung von *Heckeria*

mit 2 Staubblättern in der hermaphroditen Blüte, verläuft wesentlich wie die von *Piper*. Folgende Differenzen sind aber beachtenswert:

1) Ovarium. Dieses erscheint als ein ringwallähnlicher Auswuchs der Aehrenachse über einer schwach peltaten Braktee, verrät aber durch das alsbald Dreilappigwerden des Randes seinen Ursprung aus der Verwachsung von 3 Karpellen, was durch die 3 Lappen des Stigmas bestätigt wird.
2) Integumente des Ovulums. Das äußere Integument wird, mit Ausnahme der verdickten Innenseiten der innersten Zellen-

schicht desselben, bis zur Unkenntlichkeit vom heranwachsenden Ovulum gegen die Ovarialwand zusammengedrückt.

3) Embryosack. Dieser wächst bald in die Breite, wodurch er kugelig wird. Die Antipoden entwickeln sich sehr stark und fungieren wohl als Haustorium.

4) Endosperm. Entwickelt sich ganz anders als bei *Piper* und wahrscheinlich ganz wie bei *Peperomia*, d. h. der Embryosack füllt sich ganz mit cellularem Endosperm, bevor sich noch das Ei teilt, und wahrscheinlich bildet sich schon nach der ersten Teilung des Endospermkernes eine Querwand (wie bei *Saururus*), es tritt also gar keine freie Kernteilung ein, so daß das Endosperm vom Anfang an cellulär ist. Das reife Endosperm liegt wie bei *Piper* oberhalb des mächtig entwickelten Perisperms und besteht aus etwa 200 Zellen.

Die Keimung von *Piper* wurde nicht beobachtet, die von *Heckeria* verläuft wie die von *Peperomia pellucida* und wird später bei *Peperomia* besprochen werden.

Im Journal of Experimental Zoology, Dec. 1910, hat JOHNSON eine Studie über *Piper Betel* veröffentlicht, welche ich nur noch während des Druckes berücksichtigen kann. Die Blüten sind diözisch, monözisch oder monözisch-polygam. Der Embryosack entwickelt sich in der üblichen Weise der *Angiospermen*. Befruchtung und Endospermbildung sind ebenfalls normal, die Antipoden vermehren sich aber bis 100 und mehr, welche im Samen persistieren, aber nur wenig Reservesubstanz enthalten.

Das eigentümlichste an der Art ist die außerordentliche Variabilität in der Zahl der Mikrosporangia in einem Stamen, nämlich von 0 bis 4, und die Sporangien sind so verschieden groß, daß sie $^1/_4$ bis $^3/_4$ der Anthere ausfüllen können. Das Gewebe der jungen Blütenähre und oft dasselbe einer Blüte ist hermaphrodit. Die Differenzierung der Geschlechter oder die Unterdrückung von einem derselben muß während oder nach dem Anfang der Blütenteile stattfinden.

Die interessanteste Gruppe der *Piperaceae* ist zweifellos die der

Peperomieae,

welche zumal durch die monokotylenartige Struktur ihrer Stengel charakterisiert ist.

Sie läßt sich wie folgt einteilen:

Blüten zwittrig . . . . *Peperomia*.
Blüten eingeschlechtlich . . . . *Symbryon*.

Zur Gattung

Symbryon,

die noch unvollständig bekannt ist, gehört nur eine Art: *S. tetrastachyum* GRISEB. aus Cuba.

Die Pflanze entbehrt, nach HALLIER, der für die übrigen *Piperinen* kennzeichnenden, aromatischen Oelzellen im Blatte. Es ist ein Strauch mit eiförmigen, gestielten Blättern, ohne Nebenblätter, mit 4—5 am Ende der Zweige zusammengedrängten Aehren, deren zerstreute Blüten von einem kleinen lanzettlichen Tragblatte und 2 Vorblättern (welche allen anderen *Piperaceen* fehlen) bedeckt sind. Die Blüten sind ein-

geschlechtlich, nur die ♀ bekannt; diese haben einen sehr kleinen kugeligen Fruchtknoten mit einfacher Narbe. Die Zugehörigkeit ist zweifelhaft, sie wird denn auch von C. DE CANDOLLE (URBANS Symbolae Antillanae III[2], p. 159—284) aus den *Piperaceen* ausgewiesen.

Peperomia

wird von ENGLER in folgender Weise charakterisiert:

Blüten hermaphrodit, Stamina 2 mit kurzen Filamenten und quer länglichen oder fast kugeligen Antheren, deren Fächer in eines zusammenfließen. Fruchtknoten sitzend oder fast gestielt, stumpf, spitz oder geschnäbelt; Narben ungeteilt, oft pinselförmig, endständig oder seitlich, unterhalb des Schnabels. Frucht eine kleine Beere mit dünner Außenwand. Einjährige oder mehrjährige Kräuter, oft niederliegend, mit dünnen oder fleischigen Stengeln und nebenblattlosen Blättern, welche bisweilen gegenständig oder quirlig angeordnet sind. Blüten sehr klein, in dichten oder lockeren Aehren, sitzend oder in Grübchen der Aehrenachse. Aehren endständig oder, wie bei *Piper*, den Blättern gegenüberstehend, selten zu mehreren Trauben bildend (*P. resedaeflora* ANDRÉ).

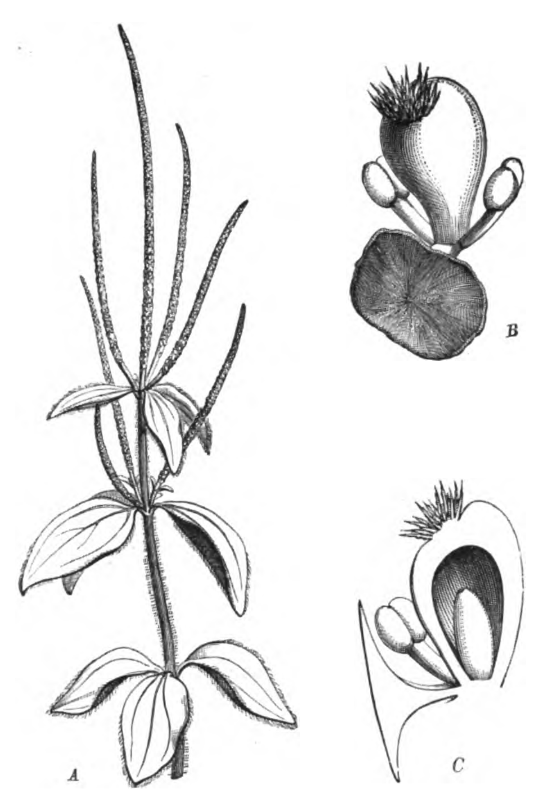


Fig. 316. Peperomia blanda HUMB. et BONPL., nach BAILLON. A Zweig mit Blütenähren. B Tragblatt mit Blüte. C Längsschnitt von Blüte und Tragblatt.

Es gehören hierher nicht weniger als etwa 400 Arten in der alten und neuen Welt, besonders zahlreich in Amerika, wo sie auch außerhalb der Tropen vorkommen.

Sie sind nicht wählerisch in bezug auf ihre Standorte, in Java sah ich sie sowohl am Boden im Urwalde als auch epiphytisch auf Urwaldbäumen oder zwischen den Straßensteinen in Buitenzorg wachsen, und HILL beschreibt geophile Arten mit knolligen Rhizomen aus den Anden von Peru und Bolivia, wo sie an kahlen Berghängen oder in Felsspalten etwa 13000 Fuß über dem Meere vorkommen.

Sehr eigentümlich und interessant sind die geophilen Arten von *Peperomia*. Sie sind öfters weniger als $2^1/_2$ cm hoch und wachsen in den Anden von Peru, Bolivien und Nordargentinien und in Guatemala und Mexiko, sind also auf Süd- und Mittelamerika beschränkt. Die südamerikanischen Arten ähneln kleinen *Cyclamen*-Pflanzen sehr stark.

Es lassen sich 4 verschiedene Arten von unterirdischen Stämmen bei den geophilen *Peperomien* unterscheiden (vergl. A. W. Hill, A Revision of the Geophilous Species of Peperomia with some Additional Notes on their Morphology and Seedling Structure, Ann. of Bot., XXI, 1907, p. 139 ff.).

A. Der *parvifolia*-Typus (Fig. 317, 1) hat eine einfache, glatte, mehr oder weniger sphärische, hypokotyle Knolle, mit basalem Wurzelbüschel und apikaler Blätterkrone. Hierher 4 peruvianische und bolivianische Arten: *P. parvifolia, P. verruculosa, P. minuta* und *P. cyclaminoides.*

B. Der *umbilicata*-Typus (Fig. 317, 2), ebenfalls mit unterirdischem, knollenförmig angeschwollenen Hypokotyl, aber mit Wurzeln, die unregelmäßig an den Seiten und der Basis entspringen. Hierher 3 südamerikanische Arten: *P. umbilicata* R. et P., *P. peruviana* und *P. falsa.*

C. Der *campylotropa*-Typus (Fig. 317, 4), mit ebenfalls sphärischem, knolligem Hypokotyl, dessen Wurzeln aber an der Oberseite der Knolle entspringen. Hierher: *P. pedicellata, P. mexicana, P. ovato-peltata, P. pinula, P. claytonioides, P. Gaudichaudii, P. gracillima, P. bracteata, P. campylotropa, P. spec. dubia* Coulter No. 1399 Herb. Kew., sämtlich von Mexiko und Zentralamerika, ausgenommen *P. Gaudichaudii* aus Südamerika.

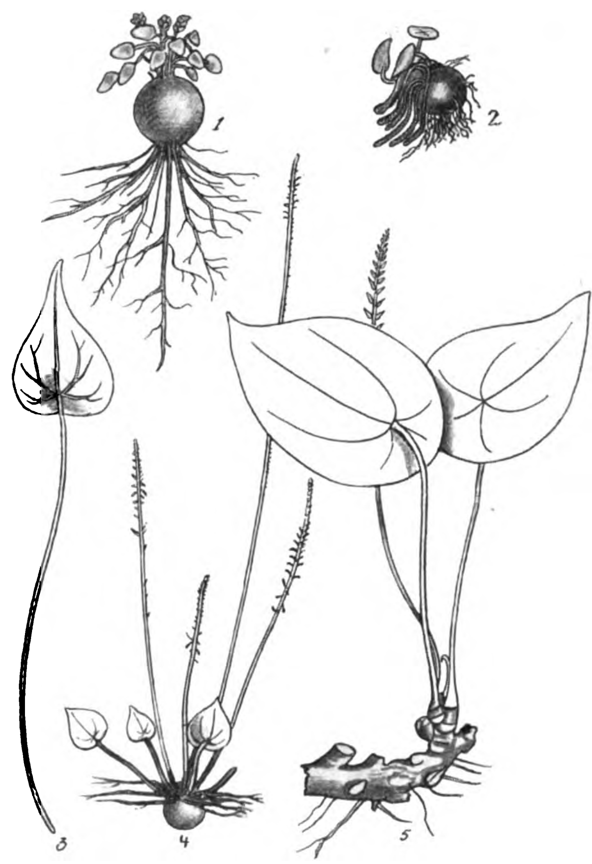


Fig. 317. Stammtypen der geophilen Peperomien, nach Hill. 1 Peperomia parvifolia C. DC. (*parvifolia*-Typus). 2 P. peruviana Dahlst. (*umbilicata*-Typus). 3, 4 P. pedicellata Dahlst. (*campylotropa*-Typus). 5 P. macrandra C. DC. (*rhizomatosa*-Typus).

D. Der *rhizomatosa*-Typus (Fig. 317, 5) mit 3 oder mehr Zentimeter langem, kriechenden Rhizom. Hierher: *P. macrandra, P. monticola, P. cotyledon, P. rupiceda.*

Die Geophilie dieser Pflanzen ist deswegen von so großem Interesse, weil Miss Sargant meint, die Monokotylen seien durch geophile Anpassung aus den Dikotylen entstanden, hätten diese Geophilie aber später,

wie z. B. viele Palmen, wieder überwunden. Aber trotzdem zeigen gerade die Palmen noch Reste einer ehemaligen Geophilie in der langsamen Bildung ihrer Achse in den ersten Lebensjahren durch Hinzufügung einer Scheibe nach der anderen zu einem flachen, unterirdischen Stamme und in dem engen Zusammenhang ihrer Blätter mit deren speziellen Wurzeln.

Miss SARGANT will die Monokotylen monophyletisch aus dem *Ranalen*-Plexus ableiten durch Vermittelung der *Liliaceen*, Andere monophyletisch aus den *Piperaceen (Peperomia)* und wieder Andere biphyletisch, einen Teil aus den *Ranalen*, einen andern aus den *Piperaceen* und zwar aus den *Peperomien*.

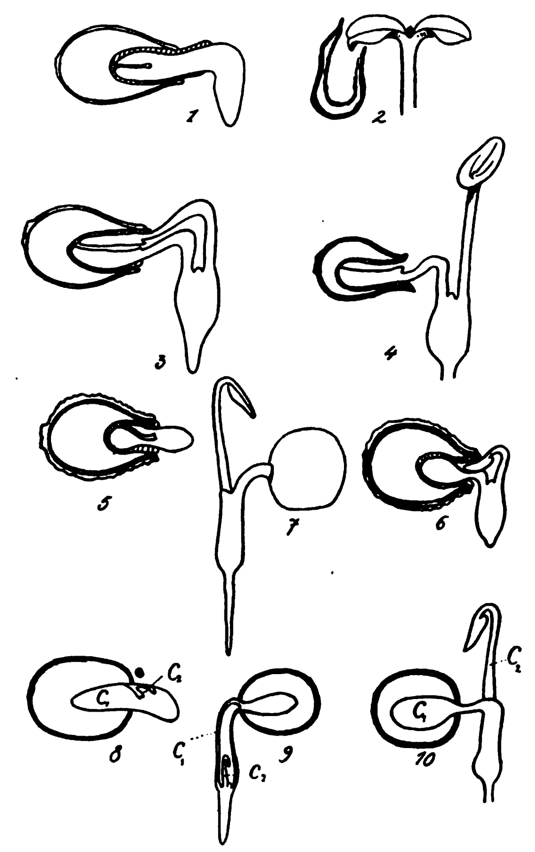


Fig. 318. Peperomia und Arisaema. Keimungsweisen nach HILL. 1, 2 Peperomia pellucida, nach JOHNSON, in Fig. 2 haben sich die beiden Kotyledonen frei gemacht. 3, 4 P. peruviana, nach HILL, wie Fig. 4 zeigt, bleibt ein Kotyledon im Samen stecken, beide Kotyledonen schwach peltat, nachdem der eine Kotyledon aus dem Samen hervorgezogen ist, bleibt eine große Höhlung im Endosperm offen. 5, 6 P. parvifolia, nach HILL. Der im Samen stecken bleibende Kotyledon wird keulenförmig, wodurch fast keine Höhlung mehr im Endosperm zurückbleibt, nach Hervorschieben des freien Kotyledons. 7 Keimung von Arisaema Dracontium, nach RIMBACH. Links das sogenannte erste Blatt, nach HILL: der freiwerdende Kotyledon; rechts der stark angeschwollene absorbierende Kotyledon. 8—10 Ein typischer Monokotyledon, nach HILLs Interpretierung. 8 Der Samen mit dem jungen Embryo. Das „erste Blatt" oder der zweite Kotyledon (C_2) ist sehr rudimentär und bedeckt von der Scheide des absorbierenden Kotyledons (C_1). Es wird aus dem Samen hervorgezogen zusammen mit Plumula und Radicula. 9 Weitere Entwickelung des rudimentären zweiten Kotyledons an der Basis der Scheide des absorbierenden. 10 Der zweite Kotyledon C_2 hat die Scheide des absorbierenden durchbrochen.

Die *Peperomien* verdienen also volle Beachtung um so mehr, als sie HILL veranlaßten, eine andere Deutung der Entstehung der Monokotyledonie zu versuchen als Miss SARGANT. Miss SARGANT meint nämlich, die Dikotylen seien monokotyl geworden durch Verwachsung der beiden Keimblätter zu einem einzigen. HILL ist hingegen der Ansicht, sie seien es dadurch geworden, daß eines der beiden Keimblätter sich zu einem Saugorgane umgebildet habe. Sehen wir also einmal, wie er sich die Sache zurechtlegt (A. W. HILL, The Morphology and Seedling Structure of the Geophilous Species of Peperomia together with some Views on the Origin of Monocotyledons).

Das wichtigste Resultat seiner Untersuchungen ist, daß es außer den normalen, von JOHNSON beschriebenen *Peperomien* mit 2 epigäischen Kotyledonen (Fig. 318, 2) Arten gibt, und zwar die geophilen, bei denen nur ein Keimblatt über den Boden tritt, während das andere unter dem Boden im Samen stecken bleibt und zu einem Saugorgan wird. Die Sämlinge dieser *Peperomien* (Fig. 318, 4) sehen also ganz wie monokotyle Keimlinge aus.

Das Interessante an der Sache ist nun, daß es dabei 2 Typen gibt, beim einen ist die Form des Kotyledons, welcher im Samen stecken bleibt, sowie seine Struktur nur noch wenig verändert, er bildet z. B. noch Stomata aus und es bleibt im Samen eine Lücke beim Herausziehen des über den Boden tretenden Kotyledons zurück, so z. B. bei *P. peruviana* (Fig. 318, 3, 4).

Beim anderen Typus aber ist der im Samen zurückbleibende Kotyledon zu einem kolbenartigen Saugorgan umgewandelt, welches die Lücke ausfüllt, die sonst vom zurückgezogenen, über den Boden tretenden Kotyledon zurückgelassen werden würde, so z. B. bei *P. parvifolia* (Fig. 318, 5, 6).

Vergleicht man nun mit einem Keimling letzterer Art den Keimling von *Arisaema* (Fig. 318, 7), so entspricht dem bei dieser *Aroidee* im Samen steckenden Kotyledon der hypogäische, ebenfalls im Samen bleibende Kotyledon von *Peperomia*, das „erste Blatt“ von *Arisaema* aber dem zweiten überirdischen Kotyledon von *Peperomia*.

Und so meint denn HILL, es seien bei den Monokotylen der eine Kotyledon bis jetzt fälschlich für das erste Blatt gehalten worden, weil man nur den zu einem Saugorgan umgebildeten Kotyledon als einen solchen betrachtet habe.

Nach dieser Auffassung würde also der eigentümliche „terminale“ Kotyledon des üblichen Monokotylenembryos, z. B. von *Alisma*, dem hypogäischen Kotyledon der HILLschen *Peperomien* entsprechen, das erste „Blatt“ dem epigäischen dieser Arten.

Demnach wären die Monokotylen eigentlich gar nicht monokotyl, sondern heterokotyl, es eilte nur der zum Saugorgan sich umbildende Kotyledon in der Entwickelung den sonstigen Organen sehr voraus, und es würde zumal die Bildung des zweiten Kotyledons so lange hinausgeschoben, daß man seine Natur verkannt und ihn für das erste Laubblatt angesehen hat; die doppelten Gefäßbündel im Kotyledonarstiel vieler Monokotylen, auf welche Miss SARGANT Gewicht legt als einen Hinweis auf die Doppelnatur des Monokotylenkeimblattes, seien aber gar nicht als Zeugnis für die phylogenetische Verschmelzung zweier Keimblätter aufzufassen, sondern eine sekundäre Erscheinung, eine Spaltung, die erst später entstanden sei, als die Parallelnervigkeit der Blätter der Monokotylen dies erheischte. Bei den niedrigsten Monokotylen, wie bei *Arisaema*, fehle sie denn auch, diese haben auch im Kotyledonarstiele nur einen Gefäßbündelstrang.

Für die Auffassung von HILL spricht gewiß der Umstand, daß bei *Arum* spec. die Blattbündel des „ersten Blattes“ und des „Kotyledons“ sich unterhalb der Plumula in derselben Horizontalebene begegnen und zusammenfließend den Zentralzylinder des Hypokotyls bilden, und daß bei einem jungen Sämling von *Arum maculatum* die Mittelrippe des „ersten Blattes“ und des „Kotyledons“ sich genau gegenüberstehen, während die späteren Blätter eine ganz andere Stellung haben (vergl.

SCOTT und SARGANT, Development of Arum maculatum, Ann. Bot., XII, p. 407, Pl. XXV, figs. 11—14).

HILL meint dann schließlich, daß die Monokotylen durch eine Arbeitsteilung in ihren Kotyledonen, wodurch der eine zum Saugorgan wurde, der andere als assimilierendes Organ funktionierend blieb, aus den Dikotylen hervorgegangen sind, etwa in der Weise, wie die geophilen „monokotylen“ *Peperomien* aus den „dikotylen“.

Damit will er keineswegs sagen, daß sie aus diesen *Peperomien* hervorgegangen seien, vielmehr hält er die Monokotyledonie der *Peperomien* für eine erst vor verhältnismäßig kurzer Zeit erworbene Eigenschaft. Bevor wir uns von den *Peperomien* verabschieden, muß noch auf die ganz eigenartige Keimungsgeschichte der Makrospore hingewiesen werden. Bekanntlich spielen sich im üblichen Angiospermenembryosack 3 Teilungsschritte ab, bevor eine Ausbildung des Eiapparates stattfindet, durch welche 8 Kerne gebildet werden. Im Jahre 1899 beschrieb aber CAMPBELL für *Peperomia pellucida* einen Embryosack, bei dem ein weiterer Teilungsschritt vorkommt, so daß vor der Differenzierung des Eiapparates 16 freie Kerne gebildet werden (Ber. D. Bot. Ges. 1899, p. 452—456 [1]). Von diesen bilden 3 einen sehr einfachen Eiapparat. Sie sind nach CAMPBELL gleichwertig, und er sagt von ihnen: „Der ganze Eiapparat kann nicht

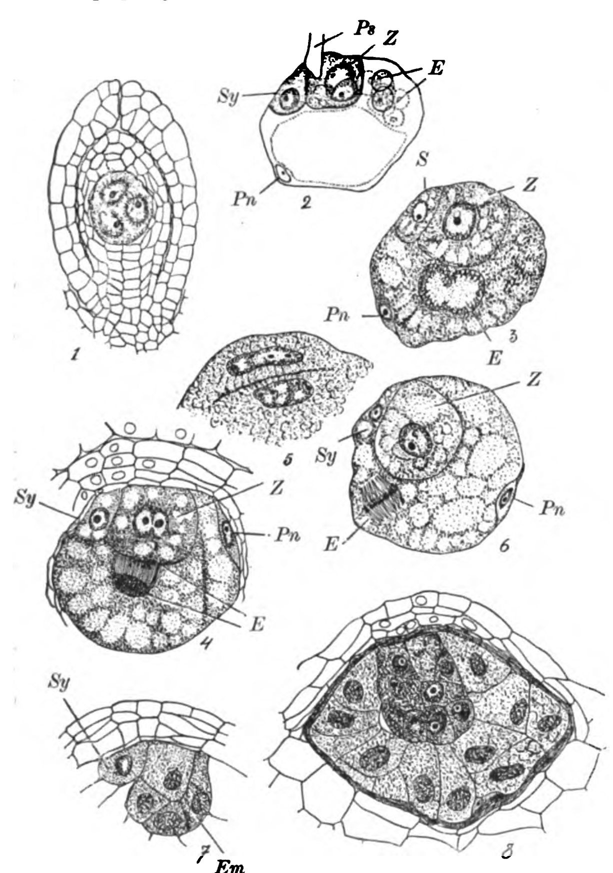


Fig. 319. Peperomia pellucida, nach JOHNSON. 1 Längsschnitt eines Ovulums mit 4-kernigem Embrosack. 2 Längsschnitt eines Embryosackes nach Eintritt des ♂ Kernes in die Eizelle. Ps Pollenschlauch. Sy Synergide. Z Zygote. E Kerne, welche verschmelzen werden und den Endospermkern bilden. Pn Ein Kern, welcher später zugrunde gehen wird. 3 Aelteres Stadium, S Synergide, Z Zygote, den großen Endospermfusionskern E und einen der peripheren Kerne Pn zeigend. 4 Fusion des Ei- und Spermakernes in der Zygote. E Endospermkern in Teilung. 5 Anfang der Bildung der Zellplatte zwischen den Tochterkernen des Endospermkernes. 6 Embryosack im Stadium der Fig. 4. 7 Synergide Sy und 8-zelliger Embryo Em. 8 Fast reifer Samen, der Embryo im Endosperm eingebettet.

1) Soweit schon von CAMPBELL in einer vorläufigen Mitteilung in Ann. of Bot., 1899, p. 626 publiziert.

als homolog mit einem Archegonium betrachtet werden; vielmehr ist jeder Kern mit dem umgebenden Cytoplasma als potentielles Ei aufzufassen oder, wenn man will, als einzelliges Archegonium". Am untern Ende bildet sich eine Gruppe von Antipodenkernen, von denen es zweifelhaft blieb, ob diese Kerne voneinander durch Wände getrennt sind. Wahrscheinlich ist die Zahl der Kerne in diesen Antipodengruppen nicht immer dieselbe, in einem von C. abgebildeten Falle waren deren 8 vorhanden. Die anderen 5 Kerne (ausschließlich die des Eiapparates) waren unregelmäßig im Plasma verteilt. Weder findet eine Andeutung von Polkernen, noch eine Verschmelzung von Kernen statt, auch wird nach der Befruchtung kein Endosperm gebildet, sondern der Embryo füllt den Embryosack vollständig aus, und die Rolle des Endosperms wird vom hochentwickelten Perisperm übernommen. CAMPBELL schließt: „Die Entwickelungsvorgänge bei *Peperomia* sind besonders wichtig, weil sie in mehreren Beziehungen Uebergangsformen zwischen *Angiospermen* zu den niederen Samenpflanzen oder vielleicht direkt zu höheren *Pteridophyten* darstellen. *Peperomia* muß ein sehr alter Typus sein und müßte wahrscheinlich an den Anfang der *Angiospermen* gestellt werden."

Im nächsten Jahre erschien in der Bot. Gaz. (XXX, 1900, p. 1) ein Aufsatz von JOHNSON, in welchem er mitteilt, bei *Peperomia pellucida* etwas andere Erscheinungen gesehen zu haben. Er findet, wie nebenstehende Figuren (319, 1—8) zeigen, wie CAMPBELL eine Teilung des Kerns des Embryosackes zunächst in 4 tetraedrisch angeordnete Kerne, dann 8 und 16. Dann aber konstatiert er, daß ein Kern sich mit Plasma umgibt und zum Ei wird, einer sich in ähnlicher Weise zur einzigen, lange persistierenden Synergide umbildet, 8 oder mehr zusammen zu einem großen Endospermkern verschmelzen und die anderen sich an verschiedenen Stellen an die Wand anlegen und ohne weitere Teilung zugrunde gehen. Der Endospermkern aber teilt sich und bildet ein Endosperm unter fortwährender Zellteilung, nicht wie bei den meisten *Angiospermen* zunächst durch Bildung freier Kerne. Dieses Endosperm liegt dem Perisperm an.

Im Gegensatz zu CAMPBELL meint er, daß die Eigentümlichkeiten des *Peperomia*-Embryosackes nicht primitiv, sondern abgeleitet sind, eine Meinung, die durch den von ihm erbrachten Nachweis verstärkt wird, daß *Piper*, *Heckeria* und *Saururus,* also die nächsten Verwandten von *Peperomia*, Embryosäcke bilden, welche in allen wichtigen Punkten den üblichen *Angiospermen*-Modus zeigen.

Im Jahre 1901 (Ann. of Botany, p. 103) gibt CAMPBELL, von unwesentlichen Kleinigkeiten abgesehen, zu, daß JOHNSON recht hatte, bleibt aber der Ansicht, daß die Eigentümlichkeiten des *Peperomia*-Embryosackes primitiv, nicht abgeleitet sind. Er hält den Inhalt des Embryosackes mit 16 Kernen für ein Prothallium und die Fusion der vielen Kerne zum Endospermkern nicht für einen modifizierten Sexualakt, sondern für eine einfache Verschmelzung vegetativer Emdospermkerne. Davon sagt er: „This has no equivalent among either *Archegoniates* or *Gymnosperms,* and until further evidence is offered, may be assumed to have arisen among the lower *Angiosperms,* and to have become restricted to the speciel polar nuclai as the number of nuclei was reduced from sixteen to eight." Er meint also, daß diese Fusion von Endospermkernen bei den niedrigsten *Angiospermen* entstanden sei und daß, als die Zahl der freien Kerne bei den höheren *Angiospermen* auf 8 reduziert wurde, diese Fusion auf die beiden Polkerne beschränkt

blieb. Die kleinen Zellen, welche um die peripheren Kerne bei *Peperomia* gebildet werden, betrachtet er als das Aequivalent der Antipodenkerne der höheren *Angiospermen*, wo sie später an der Basis des Embryosackes sich ansammelten. Kurz, er sagt: „Sowohl die Antipoden, wie das Endosperm sind prothalliale Gebilde"[1]. 1905 publiziert dann JOHNSON (JOHNS HOPKINS Univ. circular, No. 178, pp. 28—31, mir leider nur aus einem Referat in der Bot. Gaz. zugänglich) vorläufige Mitteilungen über den Embryosack von *Peperomia*, *Piper*, *Heckeria*, *Saururus*, *Anemiopsis*, *Houttuynia* und Gattungen der *Chloranthaceen* und *Lacistemaceae*, in denen er bei seiner Meinung beharrt, daß der Embryosack von *Peperomia* abgeleitet sei, und daß die *Piperales* nicht an den Anfang der *Angiospermen* zu stellen seien, sondern irgendwo in die Nähe der *Aristolochiales*, *Ranales*, *Polygonales* oder *Centrospermales*, lauter Dikotylen mit perispermhaltigen Samen, während er schon früher (Bot. Gaz., Bd. 34, 1902), als er die oben besprochenen Resultate an *Heckeria* und *Piper* mit normalen

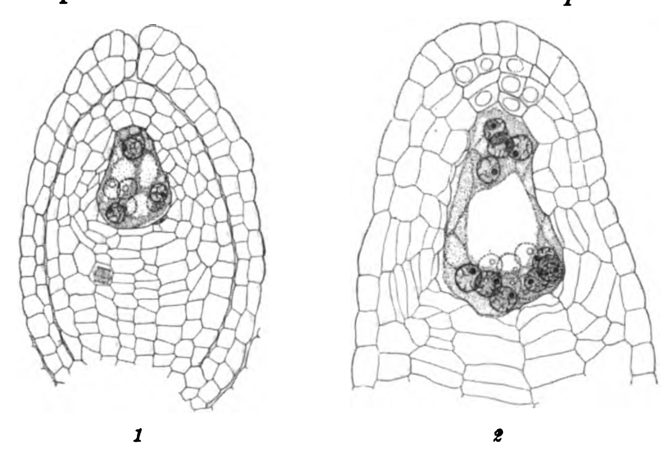


Fig. 320. Peperomia hispidula, nach JOHNSON. 1 Längsschnitt des Ovulums, mit Integument, Tapetum und 8-kernigem Embryosack. 2 Längsschnitt eines Ovulums mit 16-kernigem Embryosack.

Embryosäcken erhielt, betont hatte, daß sogar innerhalb der *Piperales* *Peperomia* nicht als primitiv angesehen werden könne, sondern, wie das synkarpe Ovar und die Anwesenheit zweier Integumente zeige, betrachtet werden müsse als abgeleitet von den komplizierteren, aber dennoch primitiveren Gattungen *Heckeria* und *Piper*.

Im Jahre 1907 beschrieb wieder JOHNSON einen neuen Embryosack-Typus bei einer anderen *Peperomia*-Art, nämlich bei *Peperomia hispidula*.

Das einzelne aufrechte Ovulum von *Peperomia hispidula* (Fig. 320, 321) hat nur eine subepidermale Archesporzelle. Diese teilt sich transversal und bildet oben eine Tapetumzelle und unten eine einzige Makrospore, deren Kern sich wieder so lange teilt, bis 16 Kerne vorhanden sind. Im 4-kernigen Stadium liegen die Kerne tetraedrisch, einer der 4 Kerne liegt immer im etwas zugespitzten mikropylaren Ende des Embryosackes. Im 8-kernigen Stadium hat der Embryosack sich nicht unbedeutend verlängert, und es finden sich 2 Kerne am engeren oberen und 6 am breiteren unteren Ende. Auf diesem Stadium ist also der Embryosack

1) In short, both antipodal cells and endosperm are equally of prothallial nature.

ebenso wie der der meisten *Angiospermen* auf dem 8-kernigen Stadium polar differenziert. Während aber beim üblichen *Angiospermen*-Embryosack ebensoviele (also 4) Kerne am oberen wie am unteren Ende liegen, gibt es hier 3mal so viele (6) am unteren als am oberen Ende (2). Auf dem 16-kernigen Stadium liegen 4 Kerne (vermutlich die Nachkommen des mikropylären Kernes der ursprünglichen Tetrade), am obern Ende (Fig. 320, 2), und am unteren Ende in mehr oder weniger kompakter Gruppe die übrigen 12 Kerne.

Von den 4 Kernen am oberen Ende wird einer zum Eikern, einer zum Synergidenkern, indem um sie herum Ei resp. Synergide sich differenzieren (Fig. 321, 4), während die zwei übrigbleibenden sich nach dem Zentrum des Embryosackes begeben. Dorthin begeben sich auch die 12 Kerne des basalen Teiles (Fig. 321, 3), und diese 14 Kerne verschmelzen zum Endospermkern (Fig. 321, 4). Das von diesem Endo-

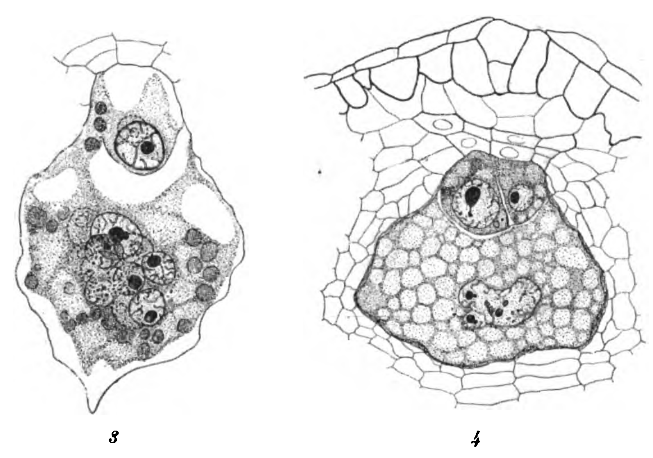


Fig. 321. Peperomia hispidula, nach JOHNSON. 3 Embryosack mit Eizelle, Synergide und einer Gruppe von 12 Kernen am Anfang der Fusion, die zwei größeren Kerne, welche je 2 Nucleoli haben, sind wohl schon Fusionsprodukte, so daß die fusionierende Kerngruppe ursprünglich aus 14 Kernen bestand. 4 Embryosack mit Ei, Synergide und Fusionsendospermkern.

spermkern gebildete Endosperm ist von Anfang an cellulär, Bildung freier Kerne findet nicht statt. Im reifen Samen gibt es etwa 40 Endospermzellen. Periphere Kerne und schließlich Zellen wie im Embryosack von *Peperomia pellucida* fehlen.

Der Umstand, daß im Embryosack von *Peperomia* die 4 aus der Teilung des Kerns hervorgehenden Kerne in Tetradenstellung liegen, mußte den Gedanken aufkommen lassen, daß der Embryosack hier eine Makrosporenmutterzelle sei und die 4 Kerne also Makrosporenkerne, welche nur deswegen in einer einzigen Zelle liegen, weil die Wandbildung um sie herum ausblieb. Falls diese Auffassung richtig wäre, müßte zunächst der Nachweis erbracht werden, daß im einkernigen *Peperomia*-Embryosack eine Reduktionsteilung stattfand. Dafür sprach die von JOHNSON in der Sitzung der Botanical Society of America at New Orleans im Jahre 1905 mitgeteilte Beobachtung, daß sich der Embryosackkern von *Peperomia hispidula* vor der ersten Teilung in Synapsis befand.

Der endgültige Beweis wurde aber erst 1908 von BROWN erbracht (Bot. Gaz., Dec. 1908, Vol. 46), der damit zeigte, daß die Auffassung

Campbells, die Makrospore von *Peperomia* sei primitiv und durch einen Kernteilungsschritt mehr als die der üblichen *Angiospermen* ausgezeichnet, unrichtig sei. Denn es folgt daraus, daß der Embryosack von *Peperomia* keine Makrospore, sondern eine Makrosporenmutterzelle ist, und daß das Homologon der *Angiospermen*-Makrospore einer der 4 Kerne ist, welche im *Peperomia*-Embryosacke in der Tetradenstellung liegen. Da jeder dieser Kerne aber im Weiterverlauf der Entwickelung nur 4 Kernen den Ursprung gibt, findet in der Makrospore von *Peperomia* nicht ein Teilungsschritt mehr, sondern ein Teilungsschritt weniger als in der üblichen *Angiospermen*-Makrospore statt.

Brown untersuchte *Peperomia sintensii*, *P. arifolia*, *P. ottoniana* und *P. pellucida*, und konnte

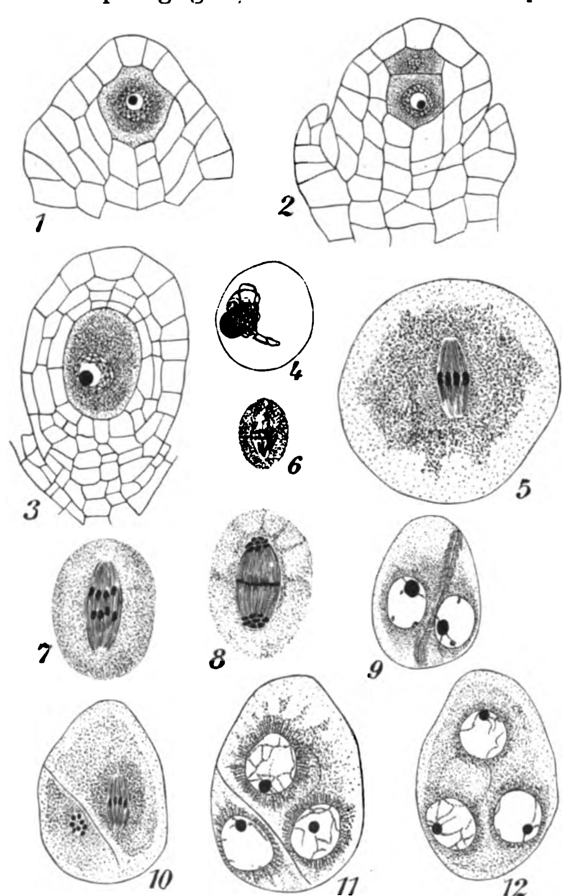


Fig. 322. Peperomia sintensii, nach Brown. 1 Primäre Archesporzelle in der Spitze des Nucellus. 2 Die Archesporzelle hat die parietale Zelle abgeschnitten, letztere wird sich teilen und zeigt dann 16 Chromosomen. 3 Embryosack (Makrosporenmutterzelle). 4 Der Kern desselben in Synapsis. 5 Erste Teilung des Embryosackkernes (Reduktionsteilung). 6 Teilung eines vegetativen Kernes. 7 Reduktionsteilung in Anaphase. 8 Anfang der Bildung der Tochterkerne aus der Reduktionsteilung. 9 Zweikerniger Embryosack mit Wandbildung zwischen die beiden Kerne. 10 Die Kerne eines zweikernigen Embryosackes in Teilung, noch ein Rest der Trennungswand vorhanden. 11 Vierkerniger Embryosack, ein Kern durch eine Wand von dem anderen getrennt. 12 Späteres Stadium, die Wand aufgelöst.

nachweisen, daß das Archespor bei allen aus einer einzigen subepidermalen Zelle besteht (Fig. 322, 1), die nach dem Abschneiden einer parietalen Zelle (Fig. 322, 2) sofort zum Embryosack wird (Fig. 322, 3). Die erste Teilung des Kerns dieses Embryosackes ist eine Reduktionsteilung, der Embryosack also eine Makrosporenmutterzelle. Während schließlich keine Wände im Embryosack von *Peperomia* übrig bleiben, konnte Brown dennoch nachweisen, daß die 4 Makrosporenkerne versuchen, ihre Wände auszubilden, indem bei *P. sintensii* und *P. arifolia* während der beiden ersten Teilungen des Embryosackkernes noch Zellwände gebildet werden, welche quer durch den Embryosack hindurchwachsen und so die Kerne der Makrosporen trennen (Fig. 322, 9, 10). Diese Makrosporenwände werden aber später gelöst. Andeutungen davon

finden sich sogar noch bei *P. pellucida,* bei der auf den Spindeln der zwei ersten Teilungen Zellplatten gebildet werden, welche sich jedoch bald lösen. Die Figuren auf S. 508 mögen dies erläutern.

Damit ist also der Beweis erbracht, daß der Embryosack von *Peperomia* das Aequivalent von 4 Makrosporen ist und demnach nicht als primitiv, sondern als abgeleitet betrachtet werden muß.

Es fragt sich also jetzt, wie sich ein jeder der 4 Makrosporenkerne verhält. Bei *P. sintensii* zeigt sich nun, daß ein jeder dieser 4 Makrosporenkerne sich genau so wie die anderen verhält. Ein jeder bildet nämlich 2 Kerne des Endosperms, und 2 Kerne werden eingeschlossen in Wände, die sich an die Wand des Embryosackes anschließen. Wir bekommen also 4 Gruppen von je 2 an der Wand liegenden Zellen und 8 freie Kerne, welche zusammen zum Endospermnucleus verschmelzen. Von diesen 4 Gruppen wandständiger Kerne bildet nur einer eine Eizelle und Energide aus, die anderen gehen zugrunde. Es liegt also auf der Hand, hier dieselbe Erklärung anzuwenden, wie im *Pennaeaceen*-Embryosack, daß nämlich im Embryosack von *Peperomia* 4 Archegonien gebildet werden, und da der Embryosack von *Peperomia* eine Makrosporenmutterzelle ist, bildet also die *Peperomia*-Makrospore nur ein Archegon, ist also weiter reduziert als die übliche *Angiospermen*-Makrospore. Dieser logischen Konsequenz der Porschschen Theorie neigt sich zwar auch Brown zu, ist aber zu vorsichtig, um sie gleich anzunehmen, unter anderem, weil sich *Peperomia hispidula*, wie wir sahen, etwas anders verhält. Meines Erachtens ist aber *Peperomia hispidula* nur einen Schritt weiter vorgegangen, indem 3 der 4 Archegonien dort bis auf die nackten Kerne reduziert sind und nicht einmal mehr zur Ausbildung wandständiger Zellen kommen.

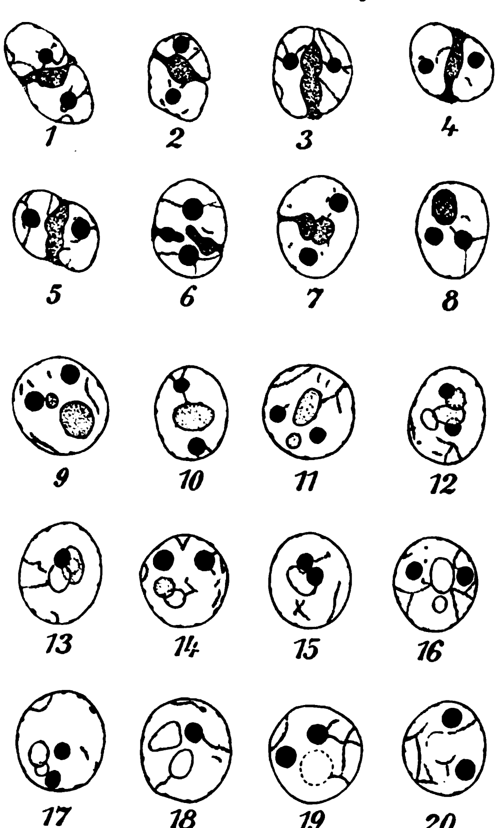


Fig. 323. Zygotenkernbildung bei Peperomia sintensii, nach Brown.

Schon im soeben besprochenen Aufsatze bemerkt Brown, daß bei der Fusion des ♂ und ♀ Kerns im Ei Cytoplasma mit eingeschlossen wird, worüber er in der Bot. Gaz., Bd. 49, 1910, p. 189 nähere wichtige Mitteilungen macht in seinem Aufsatz: The exchange of Material between Nucleus and Cytoplasm in Peperomia sintensii. Obenstehende Figuren zeigen, wie das granuliert gezeichnete Cytoplasma in den Zygotenkern

eingeschlossen wird (Fig. 323, 1—9), wie es dann nach und nach seine Granulierung verliert (Fig. 323, 9—14) und dieselbe Konsistenz des Nucleoplasmas annimmt (Fig. 323, 14—18), und wie dann die trennende Membran zerstückelt wird (Fig. 323, 19) und schließlich ganz verschwindet (Fig. 323, 20).

Daraus folgt, daß offenbar alle wesentlichen Teile des Cytoplasmas in Nucleoplasma umgebildet werden können, ein Resultat von allgemeiner Bedeutung.

Von den *Piperinen* bleiben nun noch die

Chloranthaceen [1])

zu besprechen übrig, zu denen HALLIER auch die *Myrothamnaceen* stellt, welche von NIEDENZU als mit den *Cunoniaceen* verwandt, von WETTSTEIN als Verwandte der *Hamamelideen* betrachtet werden, zu denen sie auch HALLIER früher rechnete. Schon SOLEREDER hatte sowohl aus anatomischen Gründen wie aus äußeren gesagt, *Myrothamnus* sei aus den *Hamamelideen* sicher auszuweisen.

Mit vielen *Polycarpicae* hat *Myrothamnus* gemein die Harzzellen in der Oberhaut beider Blattseiten, ebenfalls die gegen das Markstrahlparenchym ausschließlich behöft getüpfelten Gefäße und die zu Tetraden vereinigten Pollenkörner. Weiter sagt HALLIER:

„Außer den Harzzellen der Blattoberhaut und den Pollentedraden deuten aber auch noch eine ganze Reihe anderer Merkmale mit Entschiedenheit auf Beziehungen zu den *Piperalen.* Durch die gegenständigen Blätter, die ganz ähnlich wie bei *Chloranthus* gestalteten Blattscheiden und Nebenblätter, die endständigen Aehren, die vollständige Verkümmerung der Blütenhülle, die diözischen, meist trimeren Blüten, das, wie bei *Chloranthus,* in ein Spitzchen verlängerte Konnektiv, die, wie bei *Hedyosmum,* flügeltürartig aufspringenden Synangien, die, wie bei *Lactoris,* den *Saurureen, Piper* und *Chloranthus,* langgestreckten Ventralnarben, die, wie bei *Chloranthus,* aber nicht *Lactoris.* apotropen, nach v. TIEGHEM wahrscheinlich crassinucellat bitegmischen Samenknospen und den kleinen Keimling mit sehr kurzen Keimblättern und kurzem, dickem Stämmchen, bin ich zu der Ueberzeugung gelangt, daß die *Myrothamneen* nichts weiter sind, als eine ursprünglichere Sippe der *Chloranthaceen,* durch die sich die letzteren nahe den *Saurureen, Lactoris,* den *Aristolochiaceen, Lardizabaleen, Hamamelideen* usw. von *Illicieen* oder *Drimytomagnolieen* ableiten.“

HALLIER meint, daß die *Saurureae, Lactoris* und die *Myrothamneae* und *Chlorantheae* sich nicht von den *Illicieen,* sondern von einer weniger reduzierten Gruppe der *Magnoliaceen* herleiten, worauf die, z. B. bei *Houttuynia,* in Größe und Form ziemlich stark an die von *Magnolia* erinnernden Nebenblätter deuten. Auch sind die Blätter von *Myrothamnus* parallelnervig wie bei den meisten *Piperaceen*, ja sie erinnern durch ihre Faltung an die Blätter vieler Palmen, Gräser und *Orchideen,* wodurch die Gattung dem Ursprungspunkte der Monokotylen nahesteht.

Auch das bei *Myrothamnus* sehr verbreitete Balsamharz deutet auf Verwandtschaft mit den *Polycarpicae.* Der Umstand, daß die Gefäß-

1) Vorläufige Mitteilungen über Embryosack und Samen sollen vorkommen in JOHNSON, Seed Development in the Piperales and its bearing on the relationship of the order. JOHNS HOPKINS University Circular, 1905, No. 178, p. 28—31 (mir nicht zugänglich).



querwände von *Myrothamnus* zuweilen noch nach Art von Treppenhoftüpfeln durchbrochen sind, weist der Gattung gleichfalls einen Platz in den untersten Regionen des Stammbaumes der Dikotylen zu.

Wenn ich auch HALLIER gern zugebe, daß in der Tat die *Myrothamnaceae* hier in die Nähe gehören, möchte ich sie doch nicht den *Chloranthaceen* zurechnen, sondern als getrennte Familie betrachten, und ich leite beide von den *Saururaceen* her, nur um anzudeuten, daß sie in deren Nähe gehören.

Die *Chloranthaceen* haben wieder den gewöhnlichen Dikotylenbau im Stamme und sind von den *Saururaceen* zumal sehr verschieden durch den Umstand, daß, wo 3 Stamina vorkommen, diese untereinander und mit dem Fruchtknoten vereinigt sind.

Die Blüten sind zwitterig oder eingeschlechtlich, ohne oder nur mit hochblattartiger Blütenhülle. Stamina 1 oder 3, untereinander und mit dem Fruchtknoten vereinigt. Karpell 1, mit einigen orthotropen, von der Spitze des Faches herabhängenden Ovulis. Samen mit kleinem Embryo und großem Endosperm; Perisperm, wie wir es bei den *Piperaceen* kennen lernten, fehlt.

Sie umfassen 3 Gattungen:

Chloranthus mit zwittrigen Blüten, häufig mit einem kleinen, dem Tragblatt zugekehrten Schüppchen am Grunde des Fruchtknotens. Stamina 1 oder 3, miteinander und mit dem Fruchtknoten vereinigt zu einem dreilappigen, ihn überragenden Gebilde. Der mittlere Lappen dieses Synandroeceums hat zwei, die beiden seitlichen haben nur eine Antherenhälfte. Es sind aromatische Sträucher und mehrjährige Kräuter mit kahlen Zweigen und die Stengelknoten umschließenden Nebenblattüten.



Fig. 324. Chloranthus inconspicuus, nach BAILLON und EICHLER. 1 Habitus. 2 Blüte von der Rückseite. 3 Dieselbe im medianen Längsschnitt. 4 Diagramm. B Braktee. O Fruchtknoten. P Perigonrudiment. A Androeceum.

Blüten klein, in Aehren, welche einen endständigen Blütenstand zusammensetzen. Frucht eine Drupa.

Sie umfaßt 10 Arten in Ostasien und Ostindien.

Die Gattung *Ascarina* hat zweihäusige Blüten mit 2 kleinen

Schüppchen am Grunde, die ♂ mit einem Staubblatt, die ♀ mit einem kugeligen Fruchtknoten. Frucht ebenfalls eine Steinfrucht.

3 Arten auf den Inseln des stillen Ozeans, ebenfalls aromatische Sträucher bildend.

Die Gattung *Hedyosmum* hat di- oder monözische Blüten, die ♂ mit einem Staubblatt ohne Tragblatt in Aehren, die ♀ mit fast röhriger, an der Spitze dreizähniger, epigyner Blütenhülle und unterständigem, dreikantigem Fruchtknoten, in Trugdolden oder Scheinköpfchen. Frucht eine Steinfrucht. Aromatische Bäume mit gegenständigen Blättern und stengelumfassenden, tütenförmigen Scheiden, die aus der Vereinigung der Basalteile der 4 zu einem Blattpaar gehörigen Nebenblätter gebildet sind.

Etwa 20 Arten im tropischen Amerika.

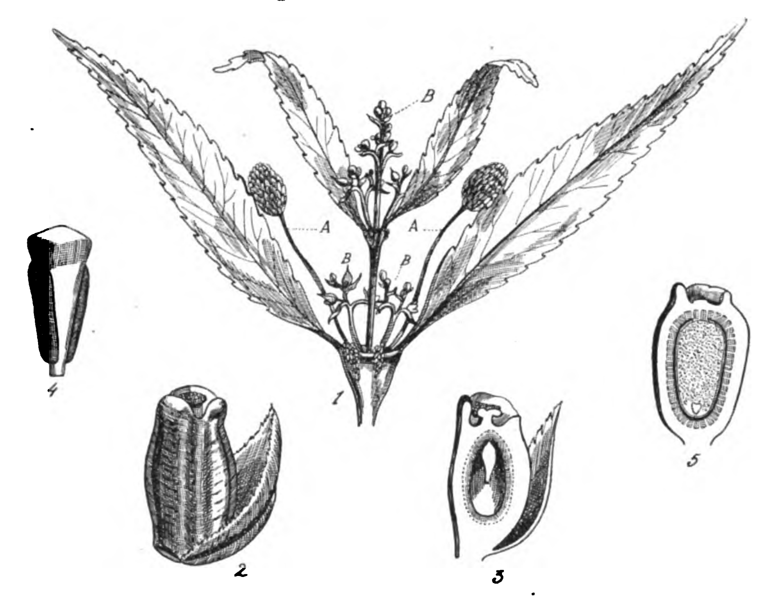


Fig. 325. Hedyosmum, nach ENGLER. 1 H. nutans Sw. A ♂, B ♀ Infloreszenzen. 2—5 H. arborescens Sw. 2 Braktee und ♀ Blüte. 3 Längsschnitt derselben. 4 ♂ Blüte. 5 Längsschnitt der Frucht.

Die Familie der

Myrothamnaceae

umfaßt nur eine Gattung

Myrothamnus.

Die Blüten sind diözisch, ohne Blütenhülle, nur vom Tragblatte oder auch noch von 2 Vorblättern umhüllt. Die männlichen haben 4 freie, median und transversal stehende, oder 3 bis 8, mit den Filamenten zu einem Säulchen verwachsene Stamina. Die Antheren springen flügeltürartig auf, das Konnektiv ist in eine die Anthere um ein Drittel überragende Spitze verlängert. Pollen in Tetraden. Die ♀ haben 4 oder 3 am Innenwinkel verwachsene, eirunde Karpelle mit großen, tellerförmig verbreiterten Narben, sie sind also wohl Windbestäuber. Placenten zentralwinkelständig, Ovula zahlreich, in 2 Längsreihen, anatrop. Frucht eine in die einzelnen balgfruchtartig aufspringenden Fächer zerfallende Kapsel.

Es sind kleine, kriechende oder bis über 2 m hohe, starre, völlig unbehaarte, balsamische Sträucher. Das übrige ist wohl aus den Figuren deutlich; zwei Arten: *M. moschata* BALLION aus Madagaskar und *M. flabellifolia* aus Angola, wo sie am Pungo Adongo in 1000—1800 m in

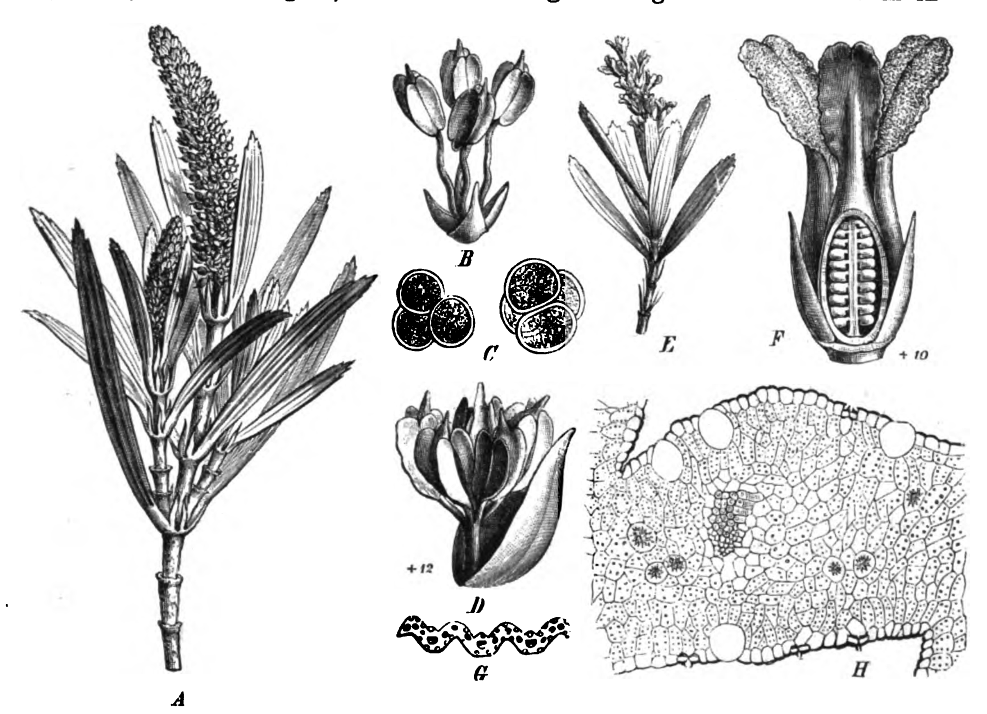


Fig. 326. Myrothamnus, A und B nach BAILLON, die übrigen nach NIEDENZU. A, B, E, H M. moschata BAILL. A ♂ Blütenzweig. B ♂ Blüte. E ♀ Blütenzweiglein. F Dreifächerige ♀ Blüte (Tragblatt und Außenwand des vorderen Faches weggeschnitten). G Querschnitt durch die untere Blatthälfte × 8. H Ein Stück daraus × 70. C Pollentetraden in verschiedener Ansicht. D ♂ Blüte von M. flabellifolia WELWITSCH.

den obersten felsigen Gebirgsregionen schließlich die einzige Strauchvegetation bildet und stellenweise nach Art der Polarweiden kriecht, weiter in Süd- und Zentralafrika. Von den Negern ihres wohlriechenden Balsamharzes wegen als kräftiges Tonicum (Cachinde candange) verwendet.

Zwanzigste Vorlesung.

Die Spadicifloren.

An die *Piperales* möchte ich nun zunächst als heterokotyl gewordene Gruppe die Monokotylen-Familie der

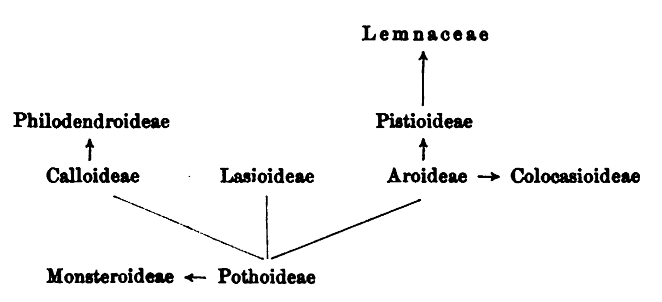
Araceen

anschließen, bloß um zum Ausdruck zu bringen, daß die *Piperales* unter den jetzigen Pflanzen den dikotylen Ahnen der *Araceen* am nächsten stehen.

Die Familie der *Araceen* ist sehr groß und im Blütenbau sehr mannigfach, so daß sie sich, nach ENGLER, bloß in folgender Weise charakterisieren läßt.

Blüten zwittrig oder eingeschlechtlich, mit oder ohne Blütenhülle, 2- bis 3-teilig oder vollständig reduziert, nur aus einem Staubblatt oder einem Karpell bestehend. Frucht beerenartig, selten saftlos, nicht aufspringend oder unregelmäßig zerreißend. Aeußeres Integument des Samens fleischig. Kräuter von sehr verschiedenen Dimensionen, auch strauch- und baumartige Pflanzen von sehr verschiedener Tracht. Blüten niemals einzeln, sehr selten (nur bei *Arisaema*) diözisch, meist monözisch, die vielblütigen, selten nur 2- bis 3-blütigen Aehren oder Kolben stets ohne Vorblätter.

Glücklicherweise verdanken wir ENGLER eine meisterhafte Bearbeitung dieser Familie, in welcher er unter Berücksichtigung sämtlicher Merkmale, anatomischer wie vegetativer und fruktifikativer exomorpher Charaktere, zu folgender Anordnung der Unterfamilien gelangt. Hinzugefügt ist der Anschluß an die *Lemnaceen*.



Diese Anordnung stimmt im allgemeinen mit den anatomischen Befunden an Keimpflanzen der *Araceen* von CHRYSLER (Development of central cilinder in Araceae und Liliaceae, Bot. Gaz., Vol. 38, 1904, p. 161 ff.) überein. So hat z. B. *Acorus*, eine der *Pothoideae*, im jungen Stamme noch eine einfache Stele, während die Keimpflanzen der *Aroideae* bald das komplizierteste Gefäßbündelsystem ausbilden, welches überhaupt innerhalb der Familie angetroffen wird.

Wie aus obigem System hervorgeht, nimmt ENGLER innerhalb der *Araceen* die hermaphroditen Formen als primitive, die unisexuellen als abgeleitete an. Selbstverständlich kann man a priori auch das Umgekehrte annehmen und die hermaphroditen Formen als in bezug auf die unisexuellen vorgeschrittenere betrachten. CAMPBELL und GOW haben versucht, ob hier vielleicht die Entwickelung des Embryosackes Licht verschaffen könnte, aber es hat sich herausgestellt, daß innerhalb der *Araceen* so große Verschiedenheiten, zum Teil vielleicht pathologische, vorkommen, daß damit zurzeit nichts anzufangen ist. In seinen Studies on the Araceae, III, sagt CAMPBELL darüber: „Die auffallendste, durch diese Untersuchung ans Licht gebrachte Tatsache ist die außerordentliche Variabilität in den Strukturen des Embryosackes. So weit der Autor weiß, zeigt keine *Angiospermen*-Familie (mit Ausnahme vielleicht der *Piperaceae*) eine so große Verschiedenheit".

„Während bei einigen Arten (z. B. *Dieffenbachia seguine, Anthurium violaceum*) der Embryosack den üblichen *Angiospermen*-Entwickelungsgang zeigt, weisen andere Arten (z. B. *Lysichiton, Aglaonema commutatum, Spathicarpa* und *Nephthytis*) mehr oder wenige bedeutende Abweichungen vom Typus auf. Bei *Spathicarpa* und *Lysichiton* sind diese Abweichungen sekundär und bestehen in einer außergewöhnlichen Entwickelung der Antipoden nach der Befruchtung. Diese auffallende Entwickelung der Antipodenzellen ist vielleicht am ähnlichsten bei *Sparganium*, wo ähnliches Wachstum und ähnliche Teilung der Antipoden nach der Befruchtung stattfinden."

„Der rätselhafteste Typus ist der von *Nephthytis* und *Aglaonema commutatum*, wo sich bei einer und derselben Art außerordentliche Variabilität zeigt. In keiner dieser Formen wurde der übliche *Angiospermen*-Typus angetroffen, wenn auch Annäherungen daran bisweilen vorkamen. In gewissen Fällen ist die Zahl der Kerne im reifen Embryosack bis auf 4 oder sogar möglicherweise bis auf 2 reduziert; bestimmt ausgebildete Synergiden können fehlen und Antipoden gar nicht vorhanden sein."

„Andererseits kann die Zahl der Nuclei größer als normal sein, in gewissen Fällen vielleicht die doppelte Zahl erreichen, aber es ist keineswegs leicht, in allen Fällen zu entscheiden, ob die größere Zahl nicht die Folge ist einer Fusion zweier oder mehrerer junger Embryosäcke. Die Polarität des üblichen *Angiospermen*-Embryosackes scheint öfters bei diesen Formen zu fehlen, und wenn auch Kernverschmelzungen vorkommen, so scheinen diese oft mehr als 2 Kerne zu umfassen und mehr als eine Fusion kann im selben Embryosack stattfinden. In diesen Fällen ist es nicht immer leicht herauszufinden, welcher zum Eikern bestimmt ist, und es passiert öfters, daß der Embryo an der Seite oder sogar am chalazalen Ende des Embryosackes gebildet wird."

„In wie weit diese Variationen normal sind, ist schwer zu sagen, vielleicht daß eine Untersuchung von Material dieser Arten, welches am natürlichen Standorte gesammelt wurde (C. sammelte sein Material in

Gewächshäusern), Aufschluß zu geben vermag" .... „Die großen Schwierigkeiten im Auffinden gesunder Pollenkörner und die Seltenheit von Befruchtungsstadien lassen es möglich erscheinen, daß einige der beobachteten Tatsachen pathologisch waren, so daß es nicht richtig ist, ihnen zuviel Wert beizulegen" .... „Bei allen untersuchten Arten ist das Endosperm vom Anfang an septiert." Später wurde aber von Gow nachgewiesen, daß bei *Nephthytis Gravenreuthii* (Bot. Gaz., Vol. 46, 1908, p. 35), *Dieffenbachia daraquiniana* (ibid.) und *Arisaema triphyllum* (Bot. Gaz., Vol. 45, 1908, p. 38) das Endosperm nicht vom Anfang an cellulär ist, sondern zunächst, wie bei *Angiospermen* üblich, freie Kerne gebildet werden. Auch wurde von Gow nachgewiesen, daß bei *Arisaema triphyllum*, *Spatyema foetida* und *Dieffenbachia daraquiniana* der Embryosack sich nach dem üblichen *Angiospermen*-Typus entwickelt, *Nephthytis Gravenreuthii* und *Aglaonema versicolor* aber Variationen im Sinne Campbells aufweisen; da aber leider diese beiden Arten ebenfalls in Gewächshäusern gesammelt wurden, so läßt sich nicht sagen, was daran vielleicht pathologisch war.

Jedenfalls bietet der Embryosack der *Araceen* zurzeit keine Anhaltspunkte für die Anordnung der Untergruppen, und ich glaube also, daß wir am besten tun, die Anordnung von Engler, zweifellos des besten Kenners dieser Familie, anzunehmen.

Nach ihm läßt sich nun die Einteilung in folgender Weise vornehmen:

A. Landpflanzen. Stengel, Blattstiele und Wurzeln ohne Milchsaftschläuche und ohne Spikularzellen. Blätter zweireihig oder spiralig. Seitennerven II. und III. Grades netzförmig verbunden, sehr selten fast parallel. Blüten meist zwittrig, selten eingeschlechtlich . . . . *Pothoideae.*

B. Landpflanzen. Fibrovasalstränge der Stengel, Blattstiele und Wurzeln ohne Milchsaftschläuche, aber das Grundgewebe wenigstens der Stengel und Blätter, bisweilen auch der Wurzeln mit Spikularzellen. Seitennerven III. und IV. Grades oder II., III. und IV. Grades netzförmig verbunden, Blüten zwittrig, meistens nackt. Ovula umgewendet oder amphitrop . . . . *Monsteroideae.*

C. Land- oder Sumpfpflanzen. Fibrovasalstränge der Stengel und Blattstiele mit geraden Milchsaftschläuchen. Blüten meist zwittrig. Ovula umgewendet oder geradläufig. Blätter nie pfeilförmig, meist netznervig, selten parallelnervig . . . . *Calloideae.*

D. Land- oder Sumpfpflanzen. Fibrovasalstränge der Stengel und Blattstiele mit geraden Milchsaftschläuchen. Blüten zwittrig oder eingeschlechtlich. Ovula umgewendet. Samen meist ohne Nährgewebe. Blätter im Umriß pfeilförmig oder vielfach geteilt, netznervig . . . . *Lasioideae.*

E. Land- oder Sumpfpflanzen. Fibrovasalstränge der Stengel und Blattstiele mit geraden Milchsaftschläuchen. Blüten eingeschlechtlich, ohne Blütenhülle. Ovula umgewendet oder geradläufig. Samen meist mit, selten ohne Nährgewebe, Blätter fast stets parallelnervig . . . . *Philodendroideae.*

F. Land- und Sumpfpflanzen. Fibrovasalstränge der Stengel und Blattstiele mit verzweigten Milchsaftschläuchen, selten mit geraden Milchröhren (*Ariopsideae*). Blüten eingeschlechtlich, ohne Blütenhülle. Stamina der ♂ Blüten zu Synandrien verbunden. Ovula geradläufig oder umgewendet. Samen mit oder ohne Nähr-

gewebe. Blätter stets netznervig, in der Regel die Seitennerven II. Grades einen zwischen den Nerven I. Grades verlaufenden Kollektivnerven bildend . . . . *Colocasioideae.*

G. Land- oder Sumpfpflanzen. Fibrovasalstränge der Stengel und Blattstiele mit geraden Milchsaftschläuchen. Blüten eingeschlechtlich, sehr selten mit Blütenhülle. Stamina der ♂ Blüten frei oder zu Synandrien verbunden. Ovula umgewendet oder geradläufig. Samen mit Nährgewebe. Blätter verschieden gestaltet, netznervig. Meist Knollengewächse . . . . . . *Aroideae.*

H. Schwimmende Wasserpflanzen. Blüten eingeschlechtlich, ohne Blütenhülle. ♂ Blüten in einem Quirle. ♀ Blüte nur eine. *Pistioideae.*

Nach ENGLER kann kein Zweifel darüber bestehen, daß die *Pothoideae* den ältesten Typus der Familie darstellen, wenn auch damit nicht gesagt sein soll, daß die jetzt existierenden Gattungen der *Pothoideae* alle älter seien als die Gattungen der anderen Unterfamilien.

Von den

Pothoideae

vereinigen die *Anthurieae* mit zwittrigen Blüten mit Blütenhülle und mit Nährgewebe viele primitive Merkmale in sich, sind jedoch, da die Zahlen ihrer Glieder reduziert sind, vielleicht weniger primitiv als das Genus *Pothos* der *Potheae*, welches wohl als die im großen und ganzen primitivste *Aroidee* betrachtet werden kann, wenn auch der Umstand, daß sie kein Nährgewebe im Samen hat, schon auf Progression hinweist. Man dürfte also wohl als die Stammform der *Aroideae* eine Pflanze wie *Pothos*, aber mit Endosperm, annehmen.

Pothos

steht nun den *Piperales* gewiß sehr nahe, und zwar den niedrigsten Vertretern derselben.

Sie hat eine 6-blättrige Blütenhülle, 6 Staubblätter und einen dreifächerigen Fruchtknoten, dessen Fächer je eine Samenknospe haben, steht also *Enckea* unter den *Piperaceen* sehr nahe, hat aber in Gegensatz zu dieser noch eine Blütenhülle, hat auch, wie viele *Piperaceen*, ihre Blüten in Aehren resp. Kolben stehen, die aber bei *Pothos* eine Spatha ausbilden. Spathaartige Bildungen sind aber auch bei den *Saururaceen* bekannt.

Es sind Sträucher, deren untere Zweige wurzeln, während die oberen frei sind und vielfach kletternd wie viele *Piperaceen*. Die Jugendstadien sind habituell von den erwachsenen oft sehr verschieden.

Umstehende Figur 327 mag einen Eindruck dieser Gattung geben.

Alle *Potheae* haben zwitterige Blüten, bei *Pothos* und *Pothoideum*, das sich von ersterer Gattung durch den einfächerigen Fruchtknoten unterscheidet, sind die Blumenblätter frei, während *Anadendron* hingegen sympetal ist. *Heteropsis* und *Amydrium* haben hingegen die Blütenhülle verloren.

Von den *Pothoeen* unterscheiden sich die *Anthurieae*, wie gesagt, durch den Besitz von Endosperm, in welcher Hinsicht sie primitiver sind, durch ihre zweigliedrigen Blüten sind sie weniger primitiv als *Pothos*, stimmen darin aber mit den *Pothoeen*, *Heteropsis* und *Amydrium* überein. Zu den *Anthurieen* gehört nur eine Gattung,

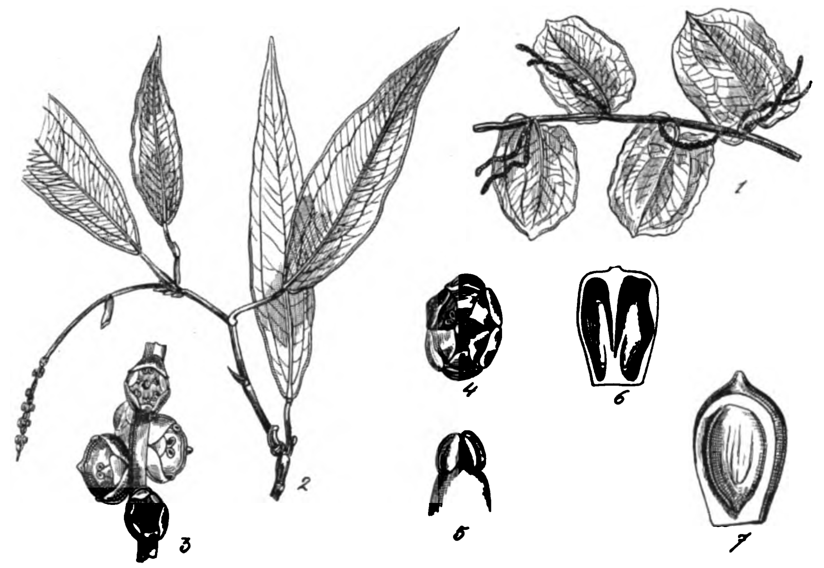


Fig. 327. Pothos, nach ENGLER. 1—3 P. Beccarianus ENGL. 1 Stück eines jungen kletternden Zweiges. 2 Stück eines Blütenzweiges. 3 Stück einer Infloreszenz. 4—7 P. cylindricus PRESL. 4 einzelne Blüte. 5 Stamen von hinten. 6 Fruchtknoten im Längsschnitt. 7 Frucht mit einem Samen.



Fig. 328. Anthurium spec., nach Flora brasiliensis und BAILLON. 1 Habitus. 2 Blüte. 3 Selbige im Längsschnitt. 4 Blütenknospe.

Anthurium (Fig. 328), mit über 200 Arten aus dem tropischen Amerika, von denen bekanntlich mehrere bei uns vielfach als Warmhauspflanzen kultiviert werden.

Während die *Potheae* und *Anthurieae* zwitterige Blüten haben, sind diese bei den *Culcasieae* eingeschlechtlich geworden, und haben die Blütenhülle verloren. Es gehört hierher nur *Culcasia* mit 6 afrikanischen Arten, alle kletternde Sträucher, und *Callopsis* mit 1 Art aus Usambara. Die beiden übrigen Gruppen der *Pothoideae* weichen durch ihre Lebensweise und Frucht bedeutend von den anderen ab.



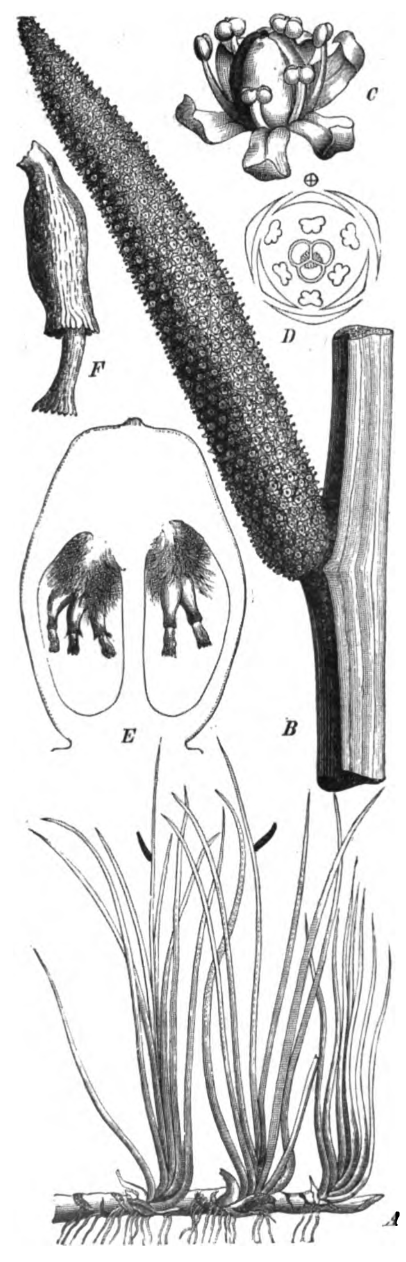
Fig. 329. Zamioculcas Loddigesii SCHOTT, nach ENGLER. A Ganze Pflanze, $^1/_6$ natürl. Gr. B Kolben in natürl. Gr. C ♂ Blüte im Längsschnitt mit dem verkümmerten Gynoeceum. D Längsschnitt durch eine ganz sterile Blüte. E Staubblätter von hinten (a) und von vorn (b). F ♀ Blüte im Längsschnitt. G Gynoeceum. H Blattfieder, deren Basalteil eine sproßerzeugende Knolle gebildet hat.

Die *Zamioculcaseae* sind Knollengewächse mit der Anlage nach zwitterigen Blüten, welche aber physiologisch eingeschlechtlich sind, indem die Stamina der unteren Blüten und das Gynoeceum der oberen Blüten steril oder sogar die unteren Blüten ganz weiblich geworden sind. Sie zeigen also sehr schön, wie hermaphrodite Blumen durch Reduktion eingeschlechtlich werden können.

Hierher gehören 2 monotypische Genera, *Zamioculcas* (Fig. 329) aus Bourbon und Zanzibar, *Gonatopus* aus Zanzibar.

Die *Zamioculcaseae* sind Knollengewächse mit gefiederten oder dreifach gefiederten Laubblättern. Die blühenden Sprosse bilden erst

einige Niederblätter, dann ein Laubblatt, dann mehrere Niederblätter und schließlich den Blütenstand.



Die *Acoreae* haben zwitterige Blüten mit Blütenhülle, und schmale schwertförmige Blätter ohne Ausgliederung eines Blattstiels. Hierher gehört *Acorus* mit einer Art in Japan (*A. gramineus*) und der bekannten *A. calamus* (Fig. 330), welche jetzt über Europa, Asien, auf der Insel Bourbon und im atlantischen Nordamerika verbreitet ist. Die andere hierher gehörige Gattung ist die monotypische *Gymnostachys* aus Neu-Südwales.

In seiner Arbeit „Ueber den Bau und die Entwickelung der Früchte und über die Herkunft von Acorus calamus L." (Bot. Ztg., 1908, p. 1) kommt H. Mücke zu folgendem Resultate: *A. calamus* hat seine Heimat im heißen Ostasien, und ist in Europa gegen die Mitte des 16. Jahrhunderts von Clusius nach Deutschland bezw. Westeuropa eingeführt. *Acorus* besitzt ein einschichtiges Perisperm mit eigentümlichem eiweißartigen Zellinhalt. Das Perisperm geht aus der äußeren Zellage des zweischichtigen Nucellus hervor, dessen Binnengewebe (ein sehr eigentümliches) vom heranwachsenden Embryosack resorbiert wird. Pollen und Ovula erfahren bei *A. calamus* eine Entwickelungshemmung, wodurch Samenbildung ausgeschlossen ist, der Grund hierfür ist wohl in den ungünstigen klimatischen Verhältnissen der neuen Heimat gelegen. *Acorus gramineus* hat hingegen normalen Pollen und normale Ovula, und vermag deswegen keimfähige Samen zu liefern.

Fig. 330. **Acorus calamus** L., nach Luerssen. A Habitusbild (stark verkleinert). B Kolben. C Blüte. D Diagramm derselben. E Längsschnitt des Fruchtknotens. F Samenanlage.

Die

Monsteroideae

leitet Engler von den *Pothoideen* her, sie haben ebenfalls zwitterige Blüten, welche jedoch meistens nackt sind, nur bei den *Spatiphylleen*

ist eine Blütenhülle vorhanden, bei ihnen ist aber die Spatha mehr oder weniger am Kolbenstiel herablaufend und fällt nicht ab, während sie dies bei den *Monstereen* tut.

Die Gruppe enthält 2 Untergruppen:

1) Die Monstereae,

deren Grundgewebe im Stengel und in den Blattstielen von Spikularzellen reichlich durchsetzt ist, und die zweigliederige Blüten ohne Blatthülle haben, deren Spatha vor der Reife abfallen. Mit Ausnahme von *Stenospermation* sind es alle kletternden Sträucher. Hierher gehören: *Stenospermation* (ein Halbstrauch), *Anepsias, Rhodospatha, Rhaphidophora, Monstera, Alloschemone, Epipremnum, Scindapsus, Cuscuaria.*

Als Beispiel mag *Monstera*, mit 15 Arten im tropischen Amerika, hier abgebildet werden.



Fig. 331. Monstera deliciosa LIEBM., etwa $^1/_{10}$ natürl. Gr., nach LE MAOUT et DECAISNE. A ♂ Blüte von oben. B Querschnitt durch dieselbe am Grunde. C Dieselbe im Längsschnitt. D Längsschnitt durch die ♀ Blüte. E, F M. pertusa (L.) DE VRIESE, Frucht mit dem sich loslösenden Griffel. F Dieselbe im Längsschnitt, nach ENGLER. e Embryo.

2) Die Spatiphylleae

sind charakterisiert durch die sparsame Durchsetzung des Grundgewebes der Stengel und Blattstiele mit Spikularzellen, sowie durch die zwei- bis dreigliederigen Blüten mit Blütenhülle, durch das Endosperm im Samen, und weiter durch die nicht abfallende Spatha. Es sind Halbsträucher mit zusammengedrängten, langgestielten Blättern und langgestreckten Kolben. Es gehören hierher *Spatiphyllum* mit 17 tropisch-amerikanischen Arten und einer Art, *S. commutatum*, auf den Philippinen und auf Celebes und *Holochlamys* mit einer Art aus Neu-Guinea.

Die

Callioideae

leitet ENGLER ebenfalls von den *Pothoideen* ab. Sie haben mit den meisten *Pothoideen* noch den Hermaphroditismus gemein.

Sie lassen sich wie folgt einteilen:

A. Blumen mit Blütenhülle. Samen ohne Endosperm. Seitennerven II. und III. Grades netzförmig verbunden . . . . *Symplocarpeae.*

B. Blumen ohne Blütenhülle. Samen mit Endosperm. Seitennerven I., II. und III. Grades parallel . . . . *Calleae.*

Folglich nähern sich die *Symplocarpeae* den *Lasioideen*, während von den *Calleen* die *Philodendroideae* hergeleitet werden können.

Die Symplocarpeae

besitzen im Stengel und in den Blattstielen Fibrovasalstränge mit Milchsaftröhren (sicher *Symplocarpus*). Blüten zwitterig, mit Blütenhülle. Samen ohne Endosperm. Kräuter mit unterirdischem Rhizom. Blätter wie oben.

Hierher gehören *Lysichiton*, *Symplocarpus*, *Orontium*, von denen ich den stark stinkenden

Symplocarpus foetidus,

den einzigen Vertreter der Gattung, vielfach in der Nähe von Baltimore in Sphagneten mit Gebüsch oder sogar Bäumen am Anfang des Jahres wachsen sah. Die Pflanze hat dann ihre Blätter noch nicht gebildet.

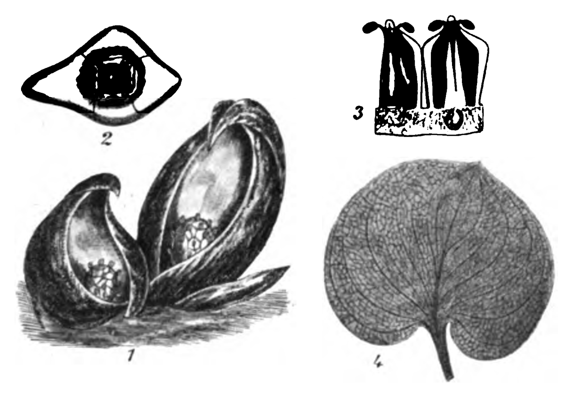


Fig. 332. Symplocarpus foetidus L. 1—3 nach ENGLER, 4 Original. 1 Zwei Blütenstände mit einem Niederblatt. 2 Einzelne Blüte von oben. 3 Längsschnitt durch zwei Blüten. 4 Blatt.

In einer vorläufigen Mitteilung (Preliminary note on the Embryogeny of Symplocarpus foetidus SALISB., Science N. S., Vol. 23, 1906, p. 590) teilt C. O. ROSENDAHL mit, daß das Endosperm beide Integumente zerstört und in das Basalgewebe des Ovulums eindringt; der Embryo zerstört schließlich auch das Endosperm und das ganze Ovulargewebe, mit Ausnahme eines kleinen basalen Restes, so daß die Embryonen frei in der Ovarialhöhlung liegen. Die „Samen“ von *Symplocarpus* sind also nackte Embryonen und demnach noch weiter reduziert als die bekannten weißen Samen von *Rhinanthus pratensis*, bei denen Nucellus und Integument ebenfalls ganz zerstört sind, so daß das Endosperm, dessen äußere Schicht sich zum Schutze verdickt, nackt im Fruchtknoten liegt.

Nebenstehende Figur 332 mag einen Eindruck von *Symplocarpus* geben. Die Blüten sind zweigliedrig, der Kolben ist kurz, fast kugelig. Die Samen sind orthotrop, eiförmig, in einfächerige, einsamige Beeren eingeschlossen.

Symplocarpus ist ein Kraut mit dickem Rhizom, dessen Sprosse in einem Jahre große eiförmige Laubblätter, im anderen Jahre nur Niederblätter und einen wenig über die Erde hervortretenden Blütenstand mit dicker, schmutzig-violetter Scheide bilden.

Die Calleae

haben in den Fibrovasalsträngen der Stengel und in jenen der Blattstiele Milchsaftröhren. Blüten meist zwitterig, ohne Blütenhülle. Samen mit Endosperm und axilem Embryo. Kräuter mit kriechendem Rhizom. Blätter wie oben.

Hierher gehört nur eine Art, *Calla palustris* in Europa, Sibirien und dem atlantischen Nordamerika. In Holland selten.

Hierher gehört nicht die sogenannte *Calla aethiopica*, welche eine *Philodendroidee* ist.

Der Name der letzteren zeigt schon darauf hin, daß die

Philodendroideae

mit den *Calleae* verwandt sind, von welchen sie denn auch ENGLER herleitet. Sie stimmen zumal mit den *Calleen* in den fast stets parallelnervigen Blättern überein; auch im Besitze gerader Milchsaftschläuche im Stengel und in den Blattstielen. Sie haben hingegen nicht mehr zwitterige, sondern eingeschlechtliche Blüten, welche, so wie die der zwitterigen *Calleae*, der Blütenhülle entbehren. Bei einigen fehlt das Endosperm im Samen, die meisten haben es aber noch.

Die *Philodendroideae* lassen sich in folgender Weise weiter einteilen:

a) Strauchartig kletternd. Stamm mehr oder weniger oberirdisch. Stamina der ♂ Blüte frei. Samen mit Endosperm. Nerven alle nahezu parallel *Philodendreae.*
b) Kriechend. Stamm halb oberirdisch. Stamina zu einem Synandrium vereinigt. Samen mit Endosperm. Zwischen den parallelen Nerven zahlreiche feine Quernerven . . . . *Anubiadeae.*
c) Stamm aufrecht. Oberirdisch. Stamina zu einem Synandrium vereinigt. Endosperm fehlt. Nerven parallel . . . . *Aglaonemeae.*
d) Stamm unterirdisch. Endosperm vorhanden.
   α) Die vereinigten Staminodien der ♀ Blüte eine Hülle um das Gynoeceum bildend . . . . *Peltandreae.*
   β) Staminodien der ♀ Blüten getrennt . . . . *Zantedeschieae.*

Zu den *Philodendreen* gehören *Homalomena, Chamaecladon, Schismatoglottis, Piptospatha, Gamogyne, Bucephalandra, Rhynchopyle, Microcasia, Philodendron, Adenolema.*

Als Beispiel mag

Philodendron (Fig. 333, 334)

dienen mit weit über 100 Arten im tropischen Amerika.

Die ♂ Blüten bestehen hier aus 2—6 sitzenden, mehr oder weniger prismatischen, abgestutzten Staubblättern, mit länglichen oder linealen, nach außen liegenden, am Scheitel mit kurzer Spatha aufspringenden



Fig. 333. Philodendron cannaefolium SCHOTT, nach SCHOTT, $^1/_{10}$ natürl. Gr.

Fächern. ♀ Blüten ein 2—5- bis mehrfächeriges Gynoeceum. Ovula orthotrop oder halb umgewendet, Beeren mit dünnen Scheidewänden. Samen länglich-eiförmig, mit fleischiger Außen- und gerippter Innenschicht. Stamm und Blätter sehr verschiedenartig. Kolben zylindrisch. Wurzeln mit Harzgängen.

Zu den *Anubiadeae* gehört nur *Anubias*, mit 3 Arten im tropischen Westafrika. Den *Aglaonemeen* gehören *Aglaonema, Aglaodorum* und *Dieffenbachia* an, den *Peltandreae* bloß *Peltandra* mit 2 Arten im atlantischen Nordamerika, endlich den *Zantedeschieae Zantedeschia* mit 6 Arten in Südafrika. Hierher gehört die bekannte *Z. (Calla) aethiopica* und *Typhonodorum* mit 1 oder 2 Arten in Madagaskar.

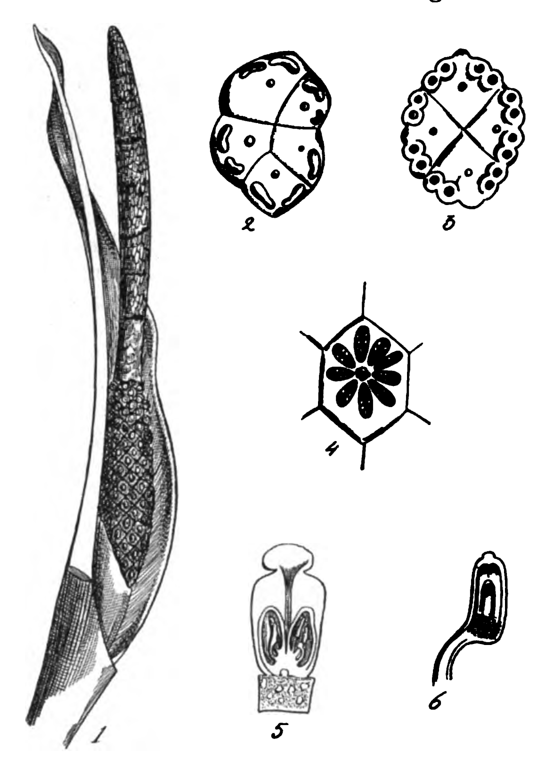


Fig. 334. Philodendron eximium SCHOTT, nach ENGLER. 1 Infloreszenz, nach Entfernung der halben Spatha. 2 ♂ Blüte von oben. 3 Dieselbe im Querschnitt. 4 ♀ Blüte im Querschnitt. 5 Dieselbe im Längsschnitt. 6 Ovulum.

Die

Lasioideae

leitet ENGLER direkt von den *Pothoideen* ab, mit welchen sie noch vielfach die zwitterigen Blüten gemein haben, in beiden Gruppen kommen aber auch unisexuelle Arten vor. Die Blätter sind ebenfalls netznervig, aber im Umriß pfeilförmig, oft vielfach geteilt.

Sie lassen sich wie folgt einteilen:

A. Stamm epi- oder hypogäisch, aber niemals gerade, aufrecht. Blätter stets ausgesprochen netznervig.
   α) Blüten zwitterig, mit Blütenhülle . . . *Lasieae.*
   β) Blüten eingeschlechtlich, ohne Blütenhülle.
      1) Knollengewächse . . . . *Amorphophalleae.*
      2) Kletternd oder Stauden . . . . . . *Nephthydieae.*

B. Stamm aufrecht, gerade, Nerven II., III. und IV. Grades netzförmig verbunden . . . . *Montrichardieae.*

Von diesen sind zweifellos die

Lasieae

mit ihren zwitterigen Blüten mit Blütenhülle die primitivsten.

Es gehören hierher *Cyrtosperma, Lasia, Anaphyllum, Podolasia, Urospatha, Ophione* und *Dracontium*, von denen

Lasia

als Beispiel dienen mag. Es sind dies Pflanzen mit vier- bis sechsblätteriger Blütenhülle, 4—6 Staubblättern, mit kurzen breiten Filamenten und einfächerigen Ovarien mit einem umgewendeten Ovulum am Scheitel, welche am Scheitel dichtwarzige Beeren mit einem warzigen, fast eiweißlosen Samen hervorbringen. Es sind Halbsträucher mit dicken, stacheligen, dem Boden anliegenden Zweigen und pfeilförmigen Blättern, bei den älteren mit fiederteiligen Abschnitten. Eine Spatha mit langem, zusammengedrehtem Spreitenteil umschließt unten den kurzen zylindrischen Kolben.



Fig. 335. **Lasia spinosa** (L.) Thwaites, nach Wright, Icones, Tab. 777. 1 Habitus. 2 Stammstück. 3 Blütenknospe. 4 Blüte. 5 Fruchtknoten. 6 Derselbe im Längsschnitt.

2 Arten in Ostindien und im malayischen Gebiete, wovon *L. spinosa* an sumpfigen Stellen auf Java häufig ist.

Zu den *Amorphophalleae*, geophilen Knollengewächsen, gehören: *Plesmonium, Pseudodracontium, Thomsonia, Anchomanes, Synantherias, Amorphophallus, Pseudohydrosme* und *Hydrosme*.

Als Beispiel mag das im Habitus einem *Arum* sehr ähnliche Genus

Amorphophallus

gekennzeichnet werden. ♂ Blüte aus 3—4 Staubblättern gebildet, deren Fächer sich durch Spalten am Scheitel öffnen. Fruchtknoten fast kugelig, zwei-, drei- bis vierfächerig. Griffel von verschiedener Länge, mit dreibis vierklappiger Narbe. Beeren wenigsamig. Knollengewächse mit

meist nur einem, oft riesigen Blatte. Spatha tütenförmig. Kolben meist dick, die männlichen Blüten dicht an den weiblichen Teil der Aehre anschließend, der ganze Kolben von einem sterilen Anhang mit nur undeutlichen Blütenrudimenten gekrönt.

Es gehören hierher 13 Arten aus Ostindien.

Zu den *Nephthytideen* gehören *Cercestis*, *Rhektophyllum*, *Alocasiophyllum*, *Nephthytis* und zu den *Montrichardieae* nur *Montrichardia* mit 3—4 Arten.

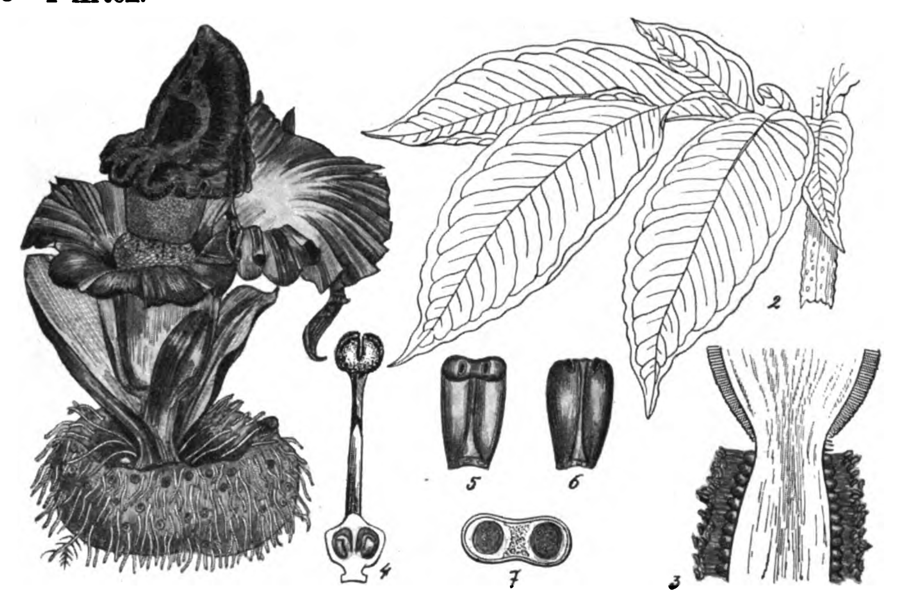


Fig. 336. Amorphophallus campanulatus, nach ENGLER und BLUME. 1 Blühende Pflanze. 2 Blatt. 3 Stück der Infloreszenz im Längsschnitt. 4 Pistill mit durchschnittenem Fruchtknoten. 5 Stamen halb von oben gesehen. 6 Stamen von der Seite. 7 Stamen im Querschnitt.

Die große habituelle Aehnlichkeit eines *Arums* und eines *Amorphophallus* würde uns sehr leicht dazu bringen, die *Aroideae* und *Colocasioideae* von den *Lasioideen* abzuleiten. Dies geht aber deshalb nicht gut, weil die *Aroideen* ein Nährgewebe haben, die *Lasioideen* aber nicht, und die ersteren also wohl besser von *Pothoideen* mit Nährgewebe hergeleitet werden, was sehr leicht möglich ist, weil die *Aroideen*-Gattung *Stylochiton* noch eine Blütenhülle hat.

Aroideae.

Die *Aroideen* lassen sich dann in folgender Weise einteilen:

A. Blumen mit Blütenhülle. Staubblätter fadenförmig . . . . *Stylochitoneae.*

B. Blumen ohne Blütenhülle.

  α) Blüten unisexuell, aber mit Spuren der unterdrückten Geschlechtsorgane. Kolben ohne einen aus Blütenrudimenten gebildeten Anhang . . . . *Staurostigmateae.*

β) Blüten unisexuell, ohne Spuren der unterdrückten Geschlechtsorgane. Kolben meist mit einem aus Blütenrudimenten gebildeten Anhang.

1) Fruchtknoten einfächerig mit umgewendetem Ovulum . . . . *Zomicarpeae.*

2) Fruchtknoten einfächerig mit orthotropem Ovulum . . . . *Areae.*

Zu den *Stylochitoneen* gehört nur eine Gattung,

Stylochiton,

von der *St. natalensis* in Natal, *St. hypogaeus* und *St. lancifolius* in Zentralafrika wachsen.

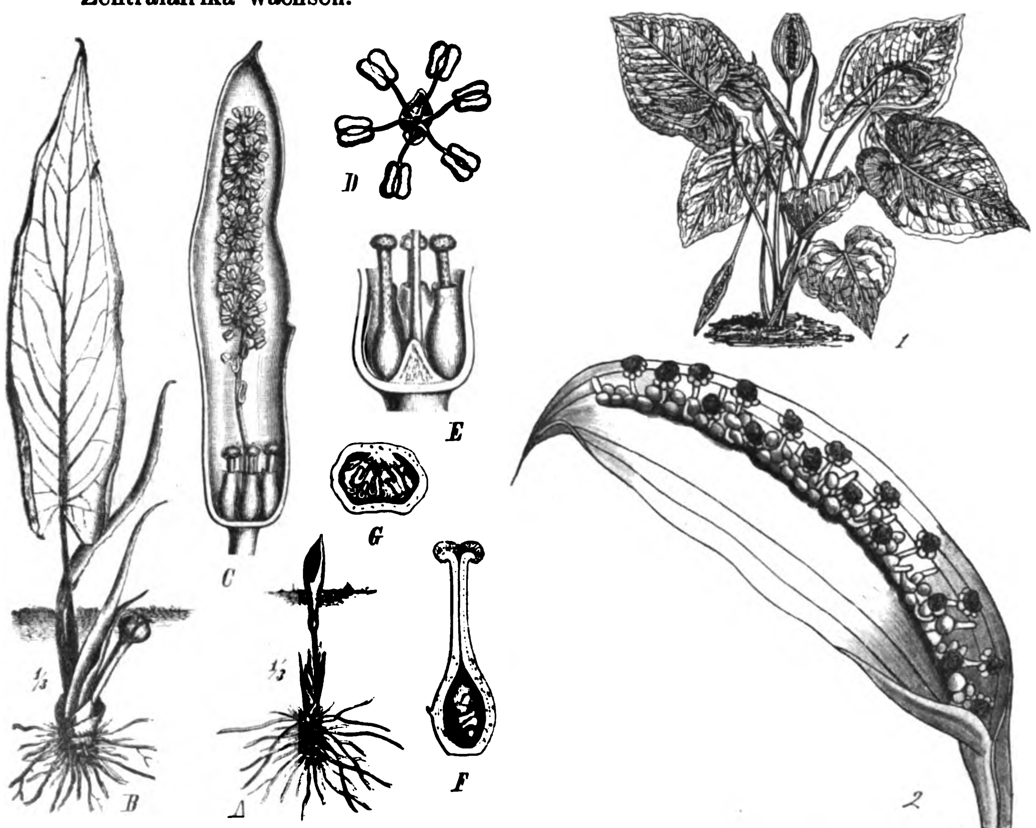


Fig. 337 A—G. Fig. 338, 1, 2.

Fig. 337. **Stylochiton lancifolius** KOTSCHY et PEYRITSCH, nach ENGLER. A Blühende Pflanze. B Fruktifizierende und Laubblätter tragende Pflanze. C Spatha mit dem Blütenstand geöffnet, etwas vergrößert. D ♂ Blüte. E ♀ Blütenstand im Längsschnitt. F Längsschnitt durch den Fruchtknoten. G Querschnitt durch denselben.

Fig. 338. 1 **Spathicarpa sagittifolia** var. **platyspatha** SCHOTT, Habitus nach SCHOTT. 2 Infloreszenz, nach V. WETTSTEIN.

Die Blüten sind eingeschlechtlich, die ♂ mit sehr kurzer schüsselförmiger Blütenhülle und noch 6 fadenförmigen Staubblättern, die ♀ mit

becherförmiger, den Fruchtknoten einschließender Blütenhülle. Beeren zwei- bis vierfächerig, untereinander vereinigt. Es sind Kräuter mit starkem Rhizom, pfeilförmigen Blättern, kurzgestieltem Blütenstand und zum großen Teil geschlossener Spatha.

Zu den *Staurostigmateen* gehören *Mangonia, Taccarum, Staurostigma, Gorgonidium, Gearum, Synandrospadix, Spathantheum* und *Spathicarpa*, von denen letztere Gattung besonders interessant ist durch die, ebenso wie übrigens auch bei *Spathantheum*, ganz dem Kolben angewachsene Spatha.

Zu den *Zomicarpeae* gehören *Scaphispatha, Xenophya, Zomicarpa* und *Zomicarpella* und zu den *Areen: Arum, Dracunculus, Helicodiceros, Theriophonum, Typhonium, Sauromatum, Helicophyllum, Biarum, Arisarum, Arisaema, Pinellia, Ambrosinia, Lagenandra* und *Cryptocoryne*.

Von 3 dieser Gattungen mag hier etwas gesagt werden.

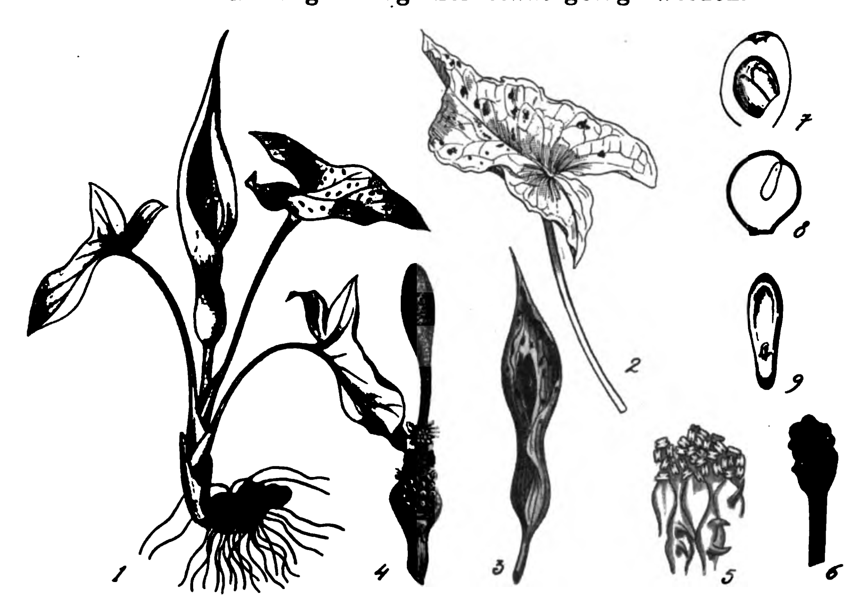


Fig. 339. Arum maculatum. 1 Habitus, nach KARSTEN in STRASBURGER. 2 Blatt, nach BAILLON. 3 Infloreszenz, nach LUERSSEN. 4 Kolben, nach LUERSSEN. 5 Teil des unteren ♂ Blütenstandes mit angrenzenden rudimentären Blüten, nach ENGLER. 6 Frucht, nach KARSTEN. 7—9 nach BAILLON. 7 Fruchtknoten im Längsschnitt. 8 Samen im Längsschnitt. 9 Embryo.

Die Gattung

Arum (Fig. 339)

umfaßt etwa 15 Arten, sämtlich Bewohner des Mittelmeergebietes und von Mitteleuropa. Die ♂ Blüten haben 3—4 sehr kurze Stamina, die Thecae sind gegenständig mit eiförmigen Löchern. Rudimentäre Blütenanlagen am Grunde zwiebelartig verdickt, mit 1—3 dünnen Fortsätzen. Fruchtknoten mit 16 oder mehr Ovulis. Beere verkehrt-eiförmig. Es sind Kräuter mit kugeliger oder eiförmiger Knolle und pfeil- oder spieß-

förmigen Blättern. Die Spatha ist oberhalb des ♂ Blütenstandes leicht eingeschnürt. Der Kolben oberhalb des kurzzylindrischen ♂ Blütenstandes mit 1—6 Quirlen von rudimentären Blütenanlagen, dann verdünnt und zuletzt in einen keulenförmigen oder zylindrischen oder fingerförmigen Apparat übergehend.

Die Gattung

Arisaema

ist interessant, weil sie das einzige Beispiel einer diöcischen *Aroidee* darbietet, jedoch ist auch bei ihr die Diöcie noch nicht vollständig;



Fig. 340. Arisaema filiforme BLUME, nach BLUME. 1 Habitus. 2 Blatt. 3 Infloreszenz.

gibt es doch auch neben den männlichen und weiblichen Pflanzen noch solche mit Kolben, welche beide Arten von Blüten hervorbringen, letztere waren aber auf Java bei *A. filiforme* BL. verhältnismäßig selten.

Die Pflanze gleicht einem *Arum*, hat aber 1 bis 3 dreilappige und fußförmig oder handförmig zerschnittene Blätter und öfters ein sehr langes, dünnes Verlängerungsstück am Appendix des Kolbens.

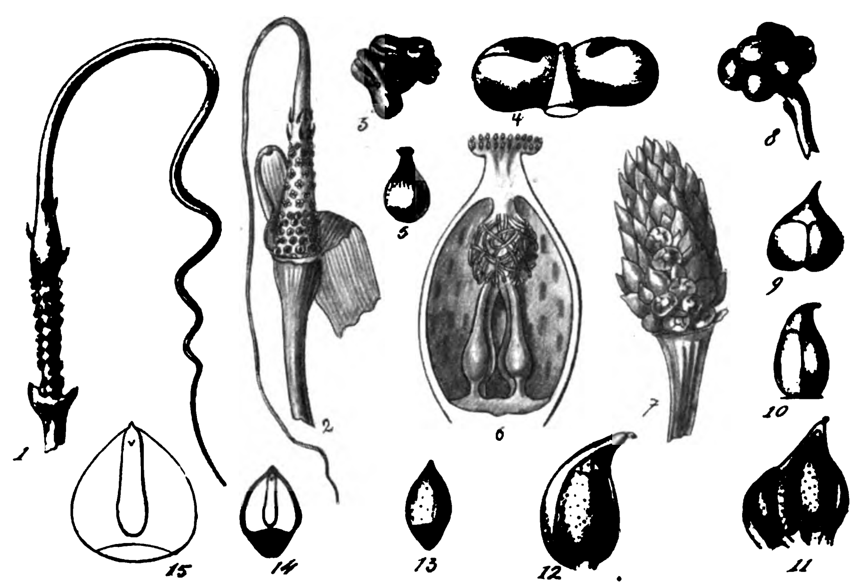


Fig. 341. **Arisaema filiforme**, nach BLUME. 1 ♂, 2 ♀ Kolben. 3 Drei Antheren von oben gesehen. 4 Abgeschnittene Anthere von der Seite gesehen. 5 Weibliche Blüte. 6 Längsschnitt derselben. 7 Fruchtstand. 8 Einige Antheren aus einer sonst weiblichen Spadix. 9—12 Früchte. 13 Samen. 14 Selbiger im Längschnitt. 15 Endosperm und Embryo.

Erwähnt mag noch werden die interessante

Ambrosinia Bassii L.,

die einzige Art ihrer Gattung, aus Unteritalien, Sardinien, Sizilien und Algier. Es ist ein kleines, kaum 1 cm hohes Knollengewächs mit 1—2 gestielten, eiförmigen, stumpfen Blättern und kurzgestielten Blütenständen, deren schiffchenförmige Spatha der Erde horizontal aufliegt.

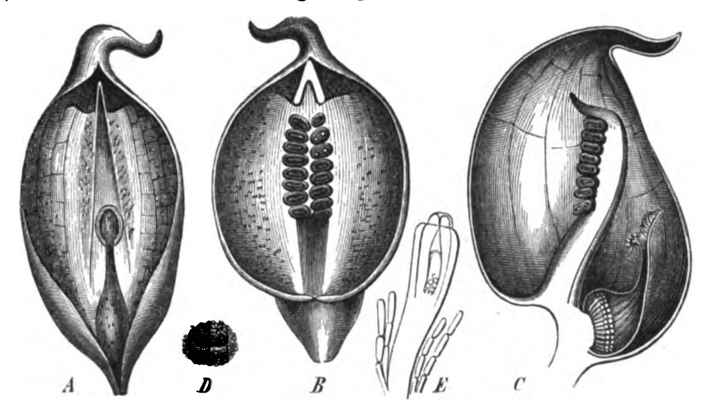


Fig. 342. **Ambrosinia Bassii** L., nach ENGLER. A Spatha von vorn, zeigt die einzige ♀ Blüte. B Spatha von hinten, nach Entfernung ihres Rückenteiles, zeigt die ♂ Blüten. C Spatha und Kolben im Längsschnitt, links die ♂, rechts die ♀ Kammer. D Narbe des Fruchtkotens von oben. E Ovulum mit einigen es umgebenden Trichomen.

Der Kolben trägt im oberen Teile, an der dem Boden zugewendeten Seite 8—10 ♂ Blüten in 2 Reihen, die aus je 2 Staubblättern gebildet

werden. Ihre sitzenden Thecae fließen zuletzt zusammen und öffnen sich mit einer gemeinsamen Längsspalte. Unten am Kolben befindet sich eine einzige weibliche, auf ein multiovulates Karpell mit langem Griffel und scheibenförmiger, dem Kolben paralleler Narbe reduzierte Blüte. Diese befindet sich an der vom Boden abgekehrten Seite des Kolbens.

Nun ist aber — und das ist das Interessante — der Kolben selber nach beiden Seiten flügelartig verbreitert, und diese Flügel reichen nicht nur jederseits bis an die Spatha, sondern wachsen auch an sie an. Infolgedessen entsteht eine Scheidewand in der Spatha, welche diese in eine dem Boden zugekehrte ♂ und eine dem Boden abgewendete ♀ Kammer trennt. Ohne Beihilfe von Insekten ist also die Befruchtung ganz ausgeschlossen.

Eine andere sehr interessante Gattung dieser Gruppe ist

Cryptocoryne (Fig. 343),

welche lebendig gebärend ist (Goebel, Flora Bd. 83, 189, p. 426 ff.). Die *Cryptocorynen*, von denen eine Art häufig in der *Nipa*-Formation auf Java vorkommt, sind Wasser- und Sumpfgewächse, bei denen die Röhre der Spatha im Schlamm steckt oder sich unter Wasser befindet, während die Spitze über den Schlamm oder das Wasser hervorragt und so Insekten erlaubt, den Blütenstand zu erreichen. Der Kolben ist sehr verborgen, wie der Namen der Gattung besagt, das kommt daher, daß gerade oberhalb des sehr kleinen Kolbens in der Spatha eine Wucherung vorhanden ist, die den Kolben fast ganz verbirgt. Diese Wucherung ist nichts anderes als ein verlängerter eingeschlagener Randlappen, mit welchem der von Blüten entblößte kurze Appendix des Kolbens verwachsen ist. Zwischen den männlichen Blüten, welche köpfchenförmig nahe der Spitze des Kolbens gehäuft sind, und den in einem Kreis an der Basis des Kolbens stehenden weiblichen Blüten befindet sich ein dünner, fast fadenförmiger, steriler Kolbenteil. Gerade oberhalb des Lappens, mit dem die Kolbenspitze verwachsen ist, findet sich bei *C. spiralis* noch eine ins Innere vorspringende Leiste, die nur eine verhältnismäßig kleine, auf den Lappen zuführende Oeffnung freiläßt und den Kolben schützt vor dem Eindringen von Schlamm und Wasser, wozu auch die spiralige Drehung der Spatha bei *C. spiralis* beiträgt.

Die Infloreszenz steht axillär, ihr zweiteiliges (wohl auch hier aus 2 Blättern verwachsenes) Vorblatt ist bei *C. spiralis* ohne Gefäßbündel, während diese bei *C. ciliata* in großer Zahl vorhanden sind. An der Basis der Blätter und der Infloreszenz finden sich zahlreiche schleimabsondernde. spitze Zellkörper, die „Squamulae intravaginales".

Am Ende der Laubblattanlagen finden sich Anhängsel, welche den Intravaginalschuppen gleichen, offenbar auch sezernieren und dann absterben. Die ♂ Blüten bestehen aus 1 Staubblatt, das ursprünglich 4 Pollenfächer hat. Die Oeffnungsweise ist sehr eigentümlich. Ueber den beiden Antherenhälften findet sich ursprünglich je ein stumpfer Fortsatz. Das zartwandige, inhaltreiche Gewebe dieser Fortsätze unterscheidet sich deutlich von den peripherischen Zellen, die inhaltsärmer und etwas dünnwandiger sind. Unterhalb dieses Fortsatzes unterbleibt die Entwickelung des sonst stark entwickelten Endotheciums. Das Gewebe wird mit Ausnahme der Außenwände wahrscheinlich unter Schleimbildung aufgelöst, und es entsteht so ein mit den beiden Pollensäcken in Verbindung stehender Kanal (Fig. 343, 7), in den die Pollenkörner.

in weicher schleimiger Masse eingebettet, eintreten, und wenn ein Insekt an die Antherenfortsätze stößt, so wird es durch den Druck auf den mit Pollen erfüllten Oeffnungskanal leicht Pollen hervorpressen und sich mit demselben behaften.

Im unteren Teile des Kolbens befinden sich die miteinander und mit der Kolbenoberfläche verwachsenen weiblichen Blüten. Der Querschnitt dieses Teiles gleicht täuschend dem eines mehrfächerigen Fruchtknotens, dessen Fächer eine Anzahl atroper Samenanlagen enthalten.

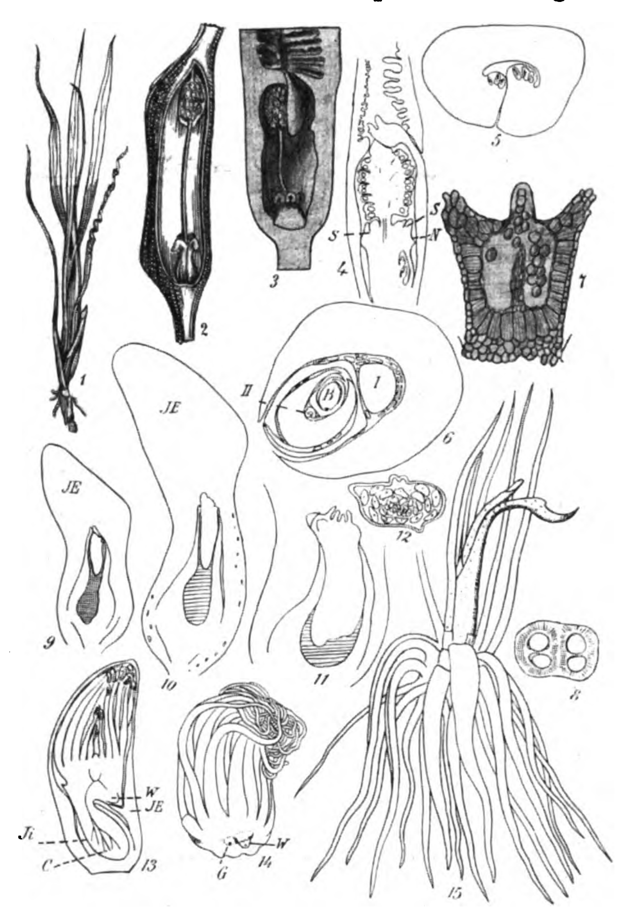


Fig. 343. Cryptocoryne. 1, 2 nach SCHOTT, alle übrigen nach GOEBEL. 1, 2 C. retrospiralis FISCH. 1 Blühende Pflanze. 2 Röhre der Spatha aufgeschnitten. 3, 4, 5, 8 C. spiralis. 3 Halbierter unterer Teil der Spatha. 4 Längsschnitt durch eine junge Infloreszenz. S Sterile Blüten. N Narbe. 5 Spatha im Querschnitt, in den beiden durch den Schnitt getroffenen Wucherungen der Spatha sind die großen Raphidenzellen angedeutet. 6, 7, 9—15 C. ciliata. 6 Querschnitt durch die Knospe einer blühenden Pflanze. I. II. Infloreszenzen. B Stiel eines Laubblattes. 7 Längsschnitt durch eine männliche Blüte. 8 Querschnitt durch eine männliche Blüte. Endothecium durch Schraffierung angedeutet. 9—11 Längsschnitte junger Samen verschiedener Entwickelung, bei 11 der obere Teil weggelassen. JE Aeußeres Integument. 12 Querschnitt durch einen noch nicht reifen Samen, der Schnitt ist durch die Knospe des Embryo gegangen. 13 Längsschnitt durch einen noch nicht reifen Samen. Ji Inneres, JE äußeres Integument. W Wurzel. C Kotyledon. 14 Von der Samenschale befreiter Embryo. W Wurzel. G Stelle, an der der Kotyledon abgebrochen ist. 15 Junge Pflanze.

Das Ovulum hat 2 Integumente, der Embryosack ist speziell bei *C. spiralis* scheinbar ausgezeichnet durch seinen auffallend reichen Gehalt an Stärke; nach der Untersuchung dünner Mikrotomschnitte glaubt GOEBEL aber annehmen zu sollen, daß die stärkeführenden Zellen nicht dem Embryosack angehören, sondern dem Nucellus, es wäre hier also eine Art Perisperm vorhanden.

Höchst eigentümlich ist die Viviparie. Das äußere Integument wächst nach der Befruchtung zu einem schwammigen Gewebekörper an, in dem die Weiterentwickelung des Embryo stattfindet (Fig. 343, 9—11).

Dieser tritt nämlich mit Plumula, Hypokotyl und Wurzel aus dem inneren Integument heraus, nur sein zu einem Saugorgan modifizierter Kotyledon bleibt im Endosperm stecken. Die Plumula wächst mächtig heran und erzeugt zahlreiche einfach gestaltete Primärblätter, die von einem einzigen Leitbündel durchzogen sind. Sie wachsen innerhalb des äußeren Integuments heran, dessen Gewebe verdrängend, mit Ausnahme der resistenteren äußeren Zellschicht; die Blätter sind dabei an ihrer Spitze vielfach eingebogen. Das Hypokotyl schwillt zu einem Knöllchen an, an dem seitlich ein kleines Spitzchen, die Hauptwurzel, hervorragt.

Die Primärblätter sind offenbar zu submerser Vegetation bestimmt, noch innerhalb des Samens aber legt der Embryo auch einige Laubblätter an, die an ihrer derberen Konsistenz und ihren eingerollten Spreitenanlagen ohne weiteres zu kennen sind. Der Kotyledon, welcher unterdessen das Endosperm ganz aufgezehrt hat, löst sich an seiner Anheftungsstelle leicht ab. Der weit entwickelte Embryo ist nun nur noch von dem als dünne Haut erscheinenden Rest des äußeren Integumentes bedeckt. Diese wird durch die Streckung der Blätter natürlich leicht zerrissen, und der Embryo ist ohne Ruheperiode zur Weiterentwickelung bereit. Die Samen und jungen Pflanzen werden vermöge ihres Luftgehaltes ohne Zweifel schwimmen und an jedem Orte, an dem sie angetrieben werden, leicht und rasch sich einwurzeln, da sie in ihren Knöllchen bedeutende Stärkemengen aufgespeichert haben.

Ambrosinia unter den *Aroideen* vermittelt den Uebergang zu den *Pistioideen,* und von diesen ist die Familie der *Lemnaceen* herzuleiten. Bevor wir diese Entwickelungsreihe aber verfolgen, müssen wir noch die

Colocasioideae

erwähnen, welche wohl von ausgestorbenen *Aroideen,* nicht direkt von *Pothoideen* herstammen.

Sie lassen sich in folgender Weise einteilen:

a) Synandrien frei
  α) Samen mit Endosperm. Sympodium oberirdisch, gerade oder unterirdisch . . . . *Colocasieae.*
  β) Samen ohne Endosperm. Sympodium kletternd *Syngonieae.*
b) Synandrien untereinander vereinigt. Samen mit Endosperm, Sympodium unterirdisch, knollig . . *Ariopsideae.*

Zu den

Colocasieae

gehören *Steudnera, Gonatanthus, Alocasia, Schizocasia, Remusatia, Colocasia, Hapaline, Caladium, Xanthosoma, Chlorospatha* und *Aphyllarium,*

von denen die vielfach buntblätterigen *Colocasien*, die als Zierpflanzen kultiviert werden, wohl die bekanntesten sind.

Untenstehend ein Bild von *Alocasia macrorrhiza*, deren Knollen in den Tropen, z. B. auf Java, vielfach kultiviert und als Nahrung benutzt werden. Sie müssen aber erst durch Kochen unschädlich gemacht werden, denn sie sind im frischen Zustande giftig.



Fig. 344. Alocasia macrorrhiza SCHOTT, nach ENGLER, 1/10 natürl. Größe.

Zu den

Syngonieae

gehören *Porphyrospatha* und *Syngonium*, zu den

Ariopsideen

bloß *Ariopsis*.

Die letzte Gruppe, die der

Stratioideae,

mit der einzigen Gattung *Pistia*, schließt sich mit ihrer einzigen ♀ Blüte mit zahlreichen basalen Ovulis wohl am nächsten an *Ambrosinia* unter den *Aroideen* an, aber auch die Zahl der ♂ Blüten ist auf einige wenige reduziert, welche überdies nur, wie bei *Cryptocoryne*, aus einem einzigen Staubblatt bestehen, die man aber auch so wie dort als zwei zu einem sitzenden Synandrium vereinigte Stamina betrachten kann.

Es gehört hierher nur eine Art, *Pistia stratiotes* L., die in den Tropen weitverbreitet, freischwimmend ist und jetzt überall außer in Australien vorkommt. Sie kann auf Java Tümpel so dicht, wie hier die *Lemna* bedecken, pflanzt sich ungeschlechtlich durch Abbrechen ihrer Stolonen fort und verbreitet sich durch die Wasserläufe überall hin.

Untenstehende Figur mag die Verhältnisse erläutern.

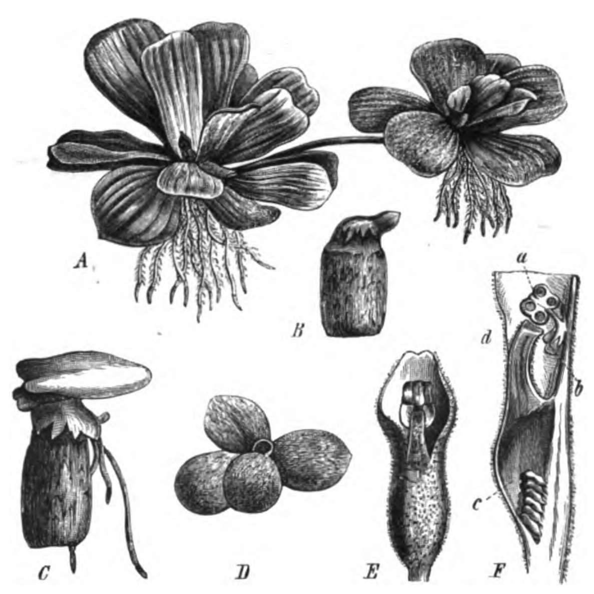


Fig. 345. Pistia stratiotes L., nach ENGLER. A ausgewachsene Pflanze in $^1/_3$ der nat. Gr., links blühend. B Samen mit dem austretenden Keimling, stark vergrößert. C Keimpflanze mit 2 Laubblättern und den ersten Wurzeln, stark vergrößert. D Junge Pflanze in nat. Gr. E Spatha von vorn, 2mal vergrößert. F Spatha und Kolben in Längsschnitt. a Quirl der ♂ Blüten. b Manschette oder Ring von sterilen Blütenanlagen gebildet. c Placenta der ♀ Blüte mit zahlreichen Ovulis. d Griffelkanal und Narbe.

An die *Pistioideae* der *Araceen* schließen sich wohl zweifellos die allerdings reduzierten

Lemnaceae

an, welche, in hochgradigster Weise ans Wasserleben angepaßt, eine sehr starke Reduktion sowohl in ihren vegetativen Teilen, wie in ihren Blüten erfahren haben.

Die einfachsten Verhältnisse bietet die sogar wurzellos gewordene Gattung *Wolffia*, deren Aufbau wir an einem ihrer stattlichsten Vertreter, an *W. Welwitschii* nach GOEBEL studieren wollen.

Die Pflanze wurde von GOEBEL in einem Teiche bei Caracas in Venezuela gesammelt, sie lebt wie unsere *Lemna trisulca* untergetaucht, nahe dem Wasserspiegel schwimmend, nur wenn sie blüht, kommt ein Teil etwas über Wasser, woran sich dann Spaltöffnungen bilden, die der Pflanze sonst abgehen.

Die Pflanze ist ganz wurzellos. Der Vegetationskörper wird gebildet aus einzelnen, auseinander hervorsprossenden Gliedern, die hier, der untergetauchten Lebensweise entsprechend, ziemlich dünn sind. Die abgebildete Pflanze hat 2 erwachsene (I, II) und ein junges Glied IIa.

Das Glied II und das Glied IIa sind aus Glied I hervorgegangen, indem sie nahe dem hinteren Ende aus dem ersteren entsprossen sind, wobei die Anlagen von einer taschenförmigen Wucherung des Muttergliedes geschützt sind. Gewöhnlich entstehen sogar eine große Anzahl von solchen Tochtergliedern hintereinander in dieser Tasche.

Lemna hat nun einen ganz ähnlichen Wuchs, nur treten bei ihr an der Unterseite der Glieder Wurzeln auf, und auf der Oberseite der Glieder entstehen je zwei Seitenglieder, eines rechts, eines links von der Mediane.

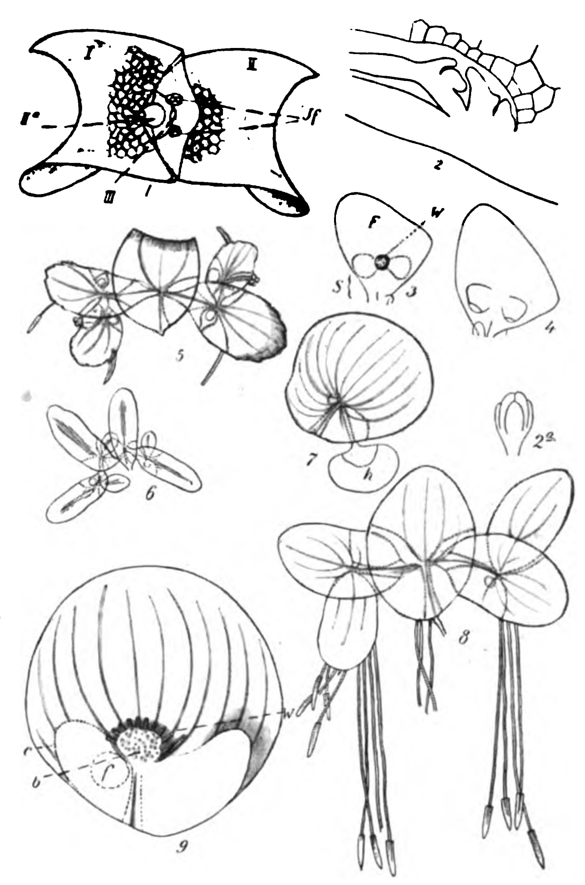


Fig. 346. 1, 2 Wolffia Welwitschii, nach GOEBEL. 1 Pflanze von oben gesehen. I ältestes steriles Sproßglied, welches das Glied II hervorgebracht hat; sowie das Glied IIa. Glied II trägt 2 Infloreszenzen ([Jf] aus je einem Staubblatte und einem Fruchtblatte bestehend) und die Anlage von Glied III. 2 Längsschnitt durch den hinteren Teil eines Gliedes (die Tasche). Es sind 3 Tochterglieder angelegt, deren jedes auf seiner Basis schon die Anlage eines Gliedes höherer Ordnung trägt, bei dem ältesten wird dasselbe bereits teilweise von einer dorsalen Wucherung überwölbt. 2a Samenknospe von W. Welwitschii, nach HEGELMAIER. 3, 4 Lemna trisulca, nach GOEBEL, freipräparierte Glieder. 3 von unten, 4 von oben. F Teil des Gliedes oberhalb der Bildungsstelle von Seitengliedern und Wurzeln (bisweilen als Blatt bezeichnet). S unterer Teil des Gliedes, bisweilen als Sproßachse bezeichnet. Fig. 5 und 7—9 nach HEGELMAIER. 5 L. trisulca, Verband von blühenden Sprossen. 6 Steriles Sproßsystem von L. trisulca, nach EICHLER. 7—9 Spirodela polyrhiza. 7 Erwachsener kleiner Sproß, einen Wintersproß (h) als jüngeren Tochtersproß aussendend. 8 Sproßverband der var. javanica mit 4—5-wurzeligen Individuen. 9 Erwachsener Sproß von unten; das Blatt (b) halbzerstört, die Wurzeln (W) abgeschnitten. C Kontur der Tasche, in welcher der jüngere Tochtersproß (f) liegt.

Bei *Lemna* entwickelt sich aber immer das eine von diesen Gliedern schneller als das andere, wodurch der Gliederverband asymmetrisch ist.

Spirodela ist wie *Lemna* gebaut, auch bei ihr entstehen zwei Glieder an der Oberseite des älteren Gliedes, welche an ihrer Basis von taschenförmigen Auswüchsen des letzteren umwallt werden. Während aber *Lemna* nur eine Wurzel an der Unterseite jedes Gliedes bildet, bildet *Spirodela* deren mehrere, ja unsere *S. polyrhiza* sogar bis 16.

Spirodela ist aber von *Lemna* zumal dadurch unterschieden, daß jedes Glied nahe seiner Basis von einem häutigen Organe umschlossen

ist, welches von Engler als „Grundblatt“ bezeichnet wird, während Hegelmaier es als aus der Verwachsung zweier Blätter hervorgegangen betrachtet. Dieses Grundblatt wird bei *Spirodela* von den Wurzeln durchbohrt, an älteren Sprossen mehr oder weniger zerstört. Gut sichtbar bleibt es längere Zeit an den Wintersprossen (Fig. 346, 7).

Was sind nun die Glieder von *Lemna*, morphologisch betrachtet? Nach Hegelmaier, Engler und der großen Mehrzahl der Morphologen sind es Stengelorgane, auf welche die *Lemnaceae*, mit Ausnahme

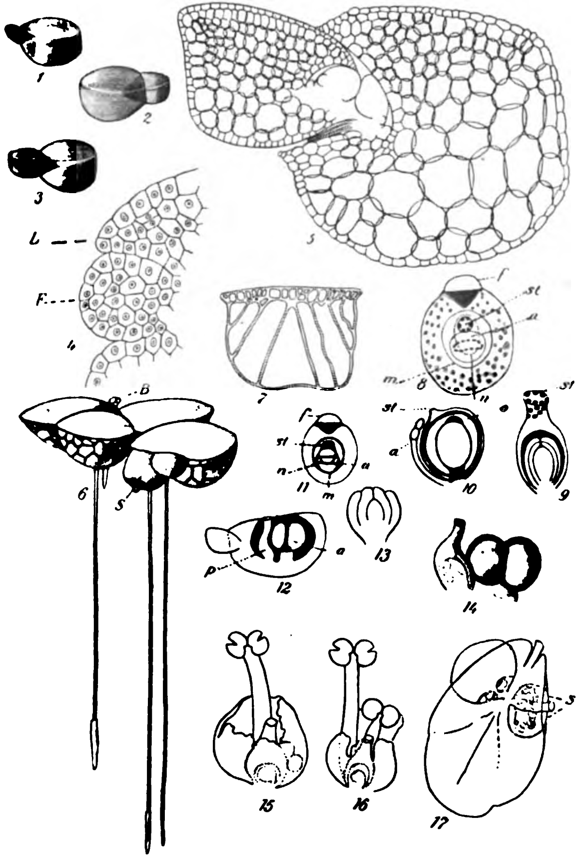


Fig. 347. 1—5 Wolffia arrhiza, nach Hegelmaier. 1—3 Sprossende Pflänzchen einer sehr kräftigen großen Form aus der Normandie in der Seitenansicht. 4 Teil eines Längsschnittes. F Tochtersproß, welcher von der Falte L überwachsen wird. 5 Stock einer mittelgroßen Form (Leipzig) im vertikal-medianen Längsschnitt. In der Tasche 2 Seitensprosse, von denen der größere schon selber einen Seitensproß gebildet hat. 6, 7 Lemna gibba, nach Hegelmaier. 6 Stock mit Blüten (B) und Frucht (S). 7 Querschnitt durch einen kräftigen Sproß. 8, 9, 10 Wolffia brasiliensis, nach Hegelmaier. 8 Blühende Pflanze von oben. f Tochtersproß. st Narbe. a Anthere. m Umfang der Blütengrube. 9 Pistill mit schon in beginnender Weiterentwickelung begriffener Samenknospe im optischen Längsschnitt. St Narbe mit Pigmentzellen. 10 Fast reife Frucht mit verschrumpftem Staubblatt (a). st Griffelrest. o Samendeckel. 11—13 Wolffia arrhiza, nach Hegelmaier. 11 Blühende Pflanze. f Tochtersproß. st Narbe. a Anthere. n Rand des Eingangs in der Blüthengrube. 12 Blühende Pflanze im vertikalen Längsschnitt. p Pistill. a Anthere. 13 Samenknospe. 14 Wolffia hyalina. nach Hegelmaier. Infloreszenz, links Pistill, rechts Stamen. 15, 16 Lemna trisulca, nach Hegelmaier. Infloreszenzen, welche ihre Blütenorgane gestreckt und die Spatha zerschlitzt haben. 17 Lemna minor, nach Caldwell, blühende Pflanze, rechts Infloreszenz mit Spatha.

von *Spirodela*, reduziert sind; auch bei *Spirodela* ist die Bildung von Blättern sehr stark zurückgegangen und beschränkt sich auf das eine schuppenförmige Grundblatt von Engler, resp. die beiden dieses Grundblatt zusammensetzenden, schuppenförmigen Blätter von Hegelmaier. Für diese Auffassung spricht entschieden der Umstand, daß die Blüten auf diesen Gliedern sitzen, und daß die Glieder auseinander hervorsprossen, was bei Blättern, für welche man diese Glieder früher allgemein hielt und als welche Goebel sie noch betrachtet, nicht der übliche Fall ist.

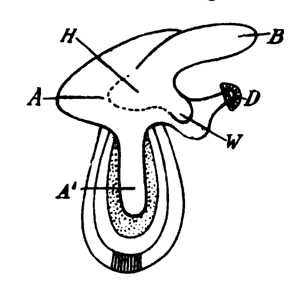
Die Blatttheorie dieser Glieder ist weiter gezwungen, die „Blätter" resp. das „Grundblatt" von *Spirodela* als eine Ligularbildung zu betrachten.

Goebel stützt sich bei dieser morphologischen Deutung auch auf den Keimling. In seiner Organographie sagt er p. 443:

„Bei der Keimung entwickelt sich der Kotyledon von *Lemna* zum ersten „Sproßglied", das mit dem folgenden im wesentlichen übereinstimmt, der Kotyledon aber ist das erste Blatt, folglich müssen die folgenden „Glieder" auch Blätter sein, wenn man den vergleichenden Standpunkt nicht ganz verlassen will."

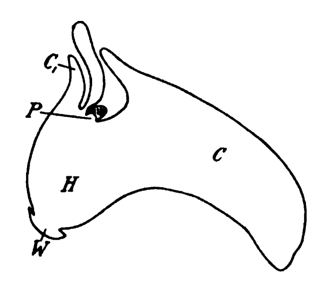
Diese Meinung basiert darauf, daß das erste „Glied" bei *Lemna* aus einer Tasche des von Goebel als Kotyledon gedeuteten Organes entspringt.

Betrachtet man aber einen Längsschnitt einer jungen Keimpflanze von *Lemna*, so wird man mir zustimmen, daß man die vorliegenden Tatsachen auch in anderer Weise deuten kann. Ein solcher Längsschnitt ist hier dargestellt. Die Anschauung Goebels beruht nun darauf, daß er den ganzen grau gehaltenen Teil AA' als den Kotyledon betrachtet, dessen Spitze im Samen stecken geblieben ist, und B als das erste Glied, welches sich dann in einer Tasche des Kotyledons AA' bildet. Offenbar aber kann man auch A' als den einen Kotyledon, der sich zum Saugorgan umgebildet hat, betrachten, A als den zweiten Kotyledon, H als ein Hypokotyl, dem die Wurzel W entspringt, und B als die Plumula. D ist nur der Deckel des Samens.



Wir würden dann hier wieder einen Fall von Heterokotylie statt von Monokotylie haben.

Als einen solchen möchte ich auch den Fall von *Hydromystria stolonifera* G. F. W. Mey (*Trianea bogotensis* Karst.) auffassen, den Goebel erwähnt, und dem er auch nur einen Kotyledon (C) zuschreibt, während er den ganzen Rest, mit Ausnahme der Plumula (P) und der Wurzel (W), als Hypokotyl (H) auffaßt. Dabei bleibt aber C_1 unberücksichtigt, und ich möchte dieses für den zweiten Kotyledon halten, während C nur so groß geworden ist im Vergleich zu C_1, weil er sich eben zum Saugorgan ausgebildet hat.



Es dürfte eine nähere Untersuchung der Embryonen der Monokotylen mit Rücksicht auf die Frage, ob diese nicht eher heterokotyl als monokotyl sind, erwünscht sein. Ist diese Auffassung richtig, dann sind die Glieder von *Lemna* offenbar Stengelgebilde, das erste die blattlose Plumula, und damit dürfte sich auch die Verzweigungsweise, sowie der Umstand, daß sie die Blüten tragen, besser vertragen als mit der Auffassung, nach welcher sie Blätter sein sollen. Prinzipiell ist, meiner Auffassung nach, welche die Blätter für das Homologon von Zweigen hält, der Unterschied nicht.

Ich werde also später von Sproßgliedern bei *Lemna* reden, um damit anzugeben, daß ich sie für Stengelteile halte.

Diese Sproßglieder können sich nun bei verschiedenen Arten mannigfach abändern. Die eigentümlich dünnen, sehr großen, bis 3 mm langen Sproßglieder der *Wolffia Welwitschii* sind in dieser Gattung eine Aus-

nahme, meistens sind die Sprosse bauchig, wie z. B. bei *Wolffia arrhiza*. Diese Art schwimmt an der Oberfläche des Wassers, ihre obere flache Seite ist also der Luft ausgesetzt und führt die Spaltöffnungen. Auch bei *Lemna* sind die untergetauchten Arten, wie *L. trisulca*, dünn, und treibende Arten, z. B. *L. gibba*, können bauchige Sprosse bilden, etwa wie eine *Wolffia arrhiza*.

Was die Blütenbildung betrifft, so ist sie bei den *Lemnaceen*, wohl infolge der ausgiebigen ungeschlechtlichen Vermehrung durch die sich loslösenden Sproßglieder, verhältnismäßig selten.

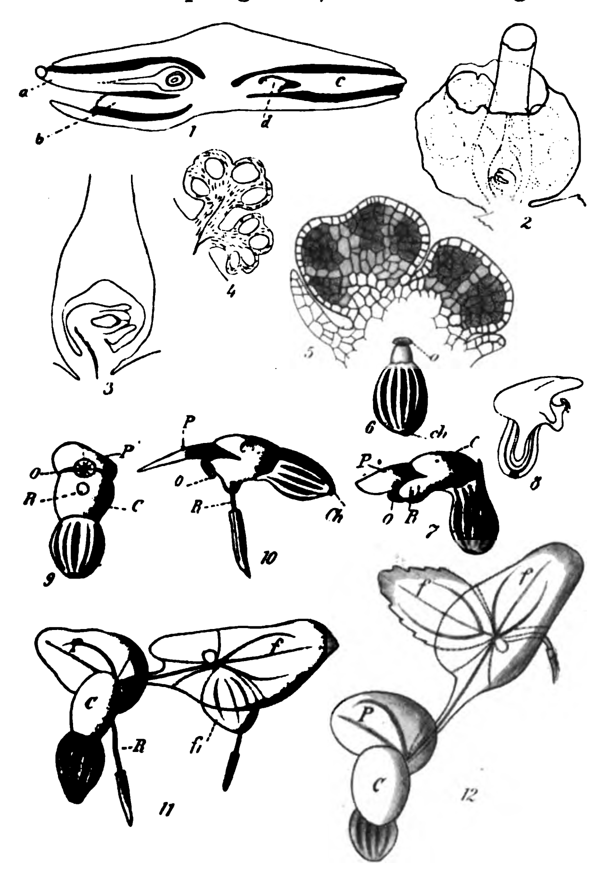


Fig. 348. 1—5 Lemna minor, nach CALDWELL. 6—7 Lemna trisulca, nach HEGELMAIER. 8 Lemna minor, nach HEGELMAIER. 9—12 Lemna trisulca, nach HEGELMAIER. 1 Diagrammatischer Querschnitt einer Pflanze mit einer alten Infloreszenz in der linken Tasche und einem jungen Sproßglied mit junger Infloreszenz in der rechten Tasche. a Pistill. b Stiel eines Staubblattes. c Junges Sproßglied. d Blüte desselben. 2 Spatha, die aus einem Pistill und 2 Staubblättern bestehende Infloreszenz umschließend. 3 Unterer Teil des Pistills mit Ovulum. 4 Die Staubblätter einer Infloreszenz. 5 Junge Staubblätter im Längsschnitt. 6 Keimender Samen, den Deckel (o) eben absprengend. Ch Chalaza. 7 Keimpflänzchen. C Kotyledon. P erstes Sproßglied. r Wurzel. o Operculum. 8 Keimpflanze im Längsschnitt. 9 Keimpflanze von unten. 10 Keimpflanze von der Seite. 11, 12 Weiter vorgeschrittene Keimpflanzen. f Tochtersproß des ersten Gliedes (P). f_1 Tochtersproß des zweiten Gliedes (f).

Bei *Lemna* und *Spirodela* ist der zwar stark rückgebildete Blütenstand doch nicht so reduziert wie bei *Wolffia*. Bei *Lemna* besteht er aus einer Spatha, welche 1 ♀ auf ein Karpell reduzierte Blüte und 2 ♂, je auf ein Staubblatt reduzierte Blüten umschließt, bei *Wolffia* fehlt die Spatha, und überdies ist die Zahl der ♂ Blüten auf eine reduziert.

Bei *Lemna* und *Spirodela* tritt der Blütenstand in der Tasche der weniger geförderten Seite auf, bei *Wolffia* hingegen auf der Rückseite des vegetativen Sprosses, eingesenkt in eine kleine Grube. Bei *W. Welwitschii* gibt es auf beiden Seiten der Mediane je eine Grube mit einem Blütenstand.

Summa summarum sind die *Wolffien* am stärksten reduziert, und *Lemna* und *Spirodela* stehen in der Blütenbildung der *Pistia* noch am

nächsten. Die Arbeit von OTIS W. CALDWELL, On the Life-History of Lemna minor, Bot. Gaz., Vol. 27, 1899, bringt außer dem Nachweis, daß der keimende Embryosack auf jedem Stadium seiner Entwickelung desorganisieren kann, nichts wesentlich Neues.

Während die *Lemnaceae* als sehr stark reduzierte Nachkommen von *Araceen* betrachtet werden müssen, scheinen mir die südamerikanischen

Cyclanthaceen

als weiter fortgeschrittene Deszendenten von Formen gelten zu müssen, welche ebenfalls Ahnen der jetzt lebenden *Araceen* waren. *Cyclanthaceae* und *Araceae* sind also meines Erachtens gemeinsamer Abstammung, im Stammbaum schließe ich sie aber, um komplizierte Verbindungen zu vermeiden, an die *Araceen* an.

Die *Cyclanthaceen* sind Pflanzen, deren Arten im Habitus etwa die Mitte halten zwischen Palmen und *Araceen*; *Carludovica palmata,* die Pflanze, deren junge Blätter das Material zu den Panamahüten liefern, ist z. B. einer kleinen Fächerpalme sehr ähnlich; hingegen sind andere *Carludovica*-Arten und die Genera *Evodianthus, Stelestylis, Sarcinanthus* und *Ludovia* lianenartige Kletterpflanzen, welche nach DRUDE, nach den kleinen in Herbarien aufbewahrten Fragmenten zu urteilen, im Aussehen des Stammes mit Adventivwurzeln an *Monstera* unter den *Araceen* erinnern. Von der Kletterweise von *Sarcinanthus* gibt Fig. 152 in SCHIMPERS Pflanzengeographie eine Anschauung. Die Blüten stehen bei allen Gattungen in kolbenartigen Infloreszenzen, denen der *Araceen* oder vielleicht noch mehr denen der *Pandanaceen* ähnlich, weil der Kolben hier nicht von einer einzigen Spatha, sondern, wie bei vielen *Pandanaceen,* von mehreren Hüllblättern umschlossen wird.

Die Blütenverhältnisse sind ziemlich schwer zu deuten, was zum Teil wohl daran liegt, daß Entwickelungsmaterial so selten ist.

Am deutlichsten scheinen mir die Verhältnisse bei *Evodianthus* zu liegen. Bei dieser Gattung, welche von anderen nur als eine Sektion von *Carludovica* betrachtet wird, stehen die Blüten, wie bei letzterer Gattung, gleichmäßig über die Oberfläche des Kolbens verteilt, in der Weise, daß stets eine weibliche Blüte von einem Kreise von 4 männlichen eingeschlossen wird.

Der Fall liegt hier meines Erachtens sehr klar, weil bei *Evodianthus* sowohl die ♂ wie die ♀ Blüten ein deutliches Perianth aufzuweisen haben (vergl. Fig. 349).

Das ist nun keineswegs immer der Fall; bei *Carludovica* sind diese Perianthe in so hohem Grade reduziert, daß die Auffassung, es liege hier keine Partialinfloreszenz, sondern eine einzige hermaphrodite Blume mit einem Fruchtknoten und 4 Büscheln von Staubgefäßen vor, gar nicht ohne weiteres abzuweisen ist (vergl. Fig. 349, 5 und Fig. 350). Sie ist nach RONTE (Flora 1891) die richtige Auffassung, was er mit dem Nachweis zu erhärten sucht, daß das ganze Gebilde, das zentrale weibliche und die lateralen 4 männlichen, aus einem Höcker sich entwickeln. Offenbar würde das aber auch der Fall sein, falls dieser Höcker eine 5 Blüten tragende Partialinfloreszenz wäre. Wohl scheint mir RONTE endgültig mit einer anderen Deutung abgerechnet zu haben, und zwar mit folgender:

Da die Partialinfloreszenzen auf dem Kolben dicht gedrängt stehen, kann es vorkommen, und es kommt tatsächlich sehr oft vor, daß 4 be-

nachbarte ♂ Blüten in der Weise zusammengedrängt werden, daß sie eine „Vierergruppe“ bilden.

Eine solche Gruppe von 4 ♂ Blumen (vergl. Fig. 349, 5) wurde nun früher für eine ♂ Blüte mit 4 Staubgefäßbüscheln gehalten. Das wird aber, wie RONTE zeigt, schon dadurch widerlegt, daß unten am Kolben, wo es keine benachbarten Partialinfloreszenzen gibt, keine „Vierergruppen“ vorkommen, und im Einklange damit steht auch der von RONTE gebrachte Nachweis, daß ein jeder der Staubblattbüschel dieser Vierergruppe auf einem anderen Höcker gebildet wird.

Ich glaube denn auch, daß, wo es feststeht, daß sich auf dem Kolben Höcker bilden und daß ein jeder dieser Höcker 4 ♂ und 1 ♀ Gebilde umfaßt, diese 5 Gebilde zusammen nur als eine hermaphrodite Blüte oder als eine aus einer ♀ und 4 ♂ Blüten bestehende Partialinfloreszenz aufgefaßt werden können.

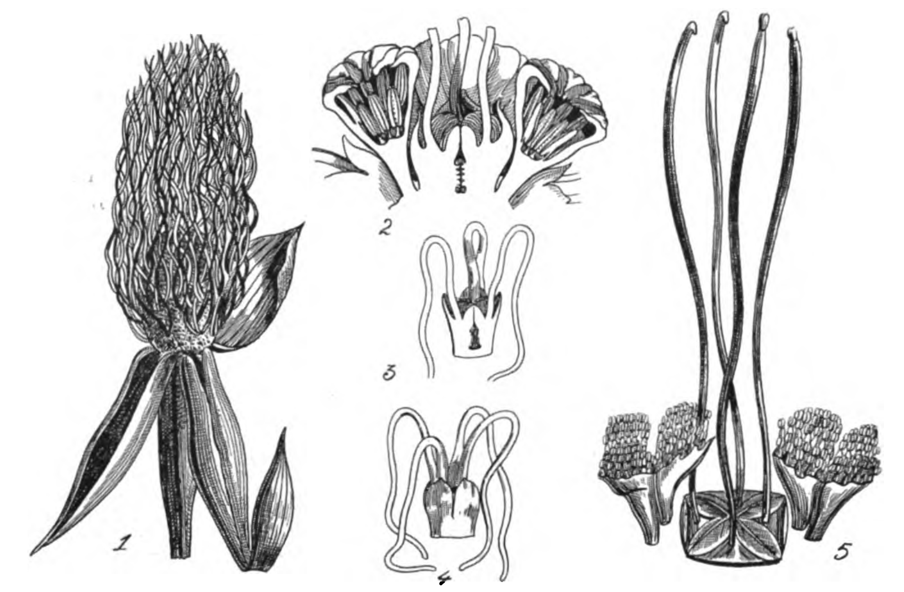


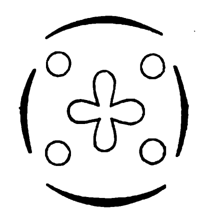
Fig. 349. 1 Evodianthus angustifolius. Blütenkolben im Beginne der Entfaltung, nach OERSTED. 2—4 Evodianthus spec., nach BAILLON. 2 ♀ Blüte zwischen zwei ♂ im Längsschnitt. 3 ♀ Blüte, vorn längsdurchschnitten. 4 Dieselbe vollständig, über der Kolbenoberfläche abgeschnitten. 5 Carludovica plicata. Einzelne ♀ Blüte mit lang vorgestreckten Staminodien, rechts und links je eine Vierergruppe von ♂ Blüten, nach DRUDE.

Letztere Auffassung scheint mir nun, da bei *Evodianthus* deutliche Perianthbildungen sowohl um das Gynoeceum herum, wie um einen jeden der Staubblattbüschel herum vorkommen, bei weitem die wahrscheinlichere. Eine solche Partialinfloreszenz kann aber durch Unterdrückung der Perianthblätter sehr blumenähnlich werden.

Betrachten wir jetzt die einzelnen Blüten.

Die weibliche Blüte von *Evodianthus* ist sehr regelmäßig gebaut, sie besteht aus 4 Blütenhüllblättern, darauf folgen, median diesen gegenübergestellt, 4 fadenförmige Organe, welche bis 1 cm lang werden können und wohl als Staminodien aufgefaßt werden müssen, und im Zentrum befindet sich ein Fruchtknoten mit 4 in die Lücken der Staminodien fallenden Narben.

Das Blütendiagramm wird demnach:



In der männlichen Blüte treffen wir ebenfalls 4 Blumenblätter an, welche jedoch bei *Evodianthus* 2-spaltig sind, so daß 8 Zipfel sich vorfinden; die Staubblätter sind sehr zahlreich, Rudimente eines Fruchtknotens sind nicht vorhanden. Die Homologie der ♂ und ♀ Blüte ist demnach nicht ohne weiteres klar; auch fragt es sich, ob die langen fadenförmigen Gebilde bei der ♀ Blüte mit Recht als Staminodien gedeutet werden. Befruchtete Kolben lassen die ♀ Blüten stark anschwellen, ebenfalls die Blütenhüllen, welche in der Mitte ihrer einzelnen Blätter noch den Ansatz des abgefallenen Staminodiums zeigen. Die Einzelfrüchte verwachsen im Innern mit ihren anstoßenden Wänden, dadurch an die Sammelfrüchte von *Pandanus* erinnernd.

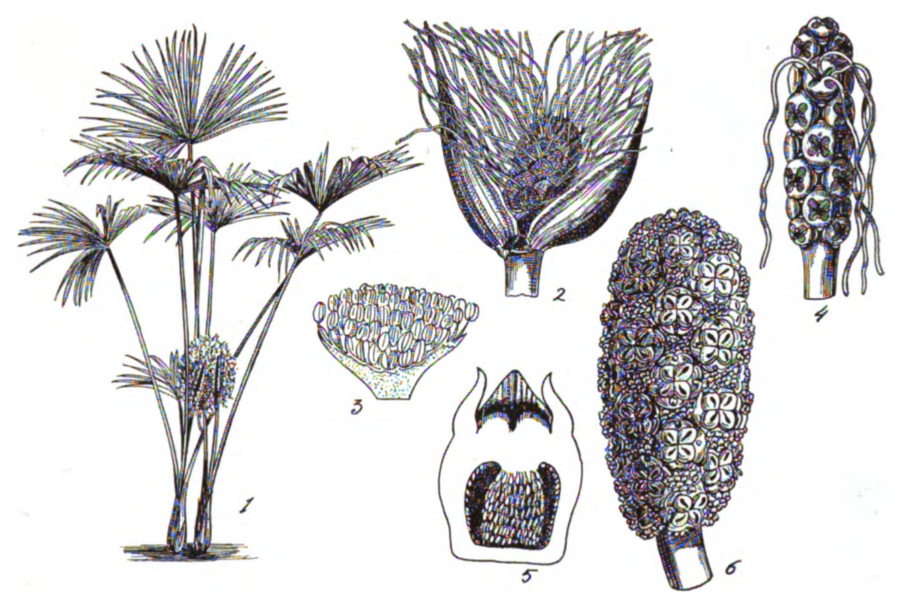


Fig. 350. Carludovica. 1 Habitusbild von C. palmata R. et P., nach LE MAOUT et DECAISNE. 2 C. spec. Infloreszenz, nach WETTSTEIN. 3 ♂ Blüte von C. spec., nach WETTSTEIN. 4 C. spec., abgeblühter Kolben mit befruchteten ♀ Blüten, an einer noch die 4 Staminodien nach BAILLON. 5 C. palmata, Längsschnitt durch eine ♀ Blüte nach der Bestäubung, nach WETTSTEIN. 6 C. latifolia, nach LE MAOUT et DECAISNE. Unreifer Fruchtkolben, die ♀ Blüten sind mächtig geschwollen, die Reste der ♂ stehen zwischen ihnen.

Carludovica, Stelestylis, Sarcinanthus und *Ludovia* weichen nur in untergeordneten Eigenartigkeiten, zum Teil durch Reduktion der Blütenhülle, von *Evodianthus* ab.

Ganz anders aber bei

Cyclanthus.

Die *Cyclanthus*-Arten sind Kräuter mit verzweigtem Rhizom und mit langgestielten Blättern, welche in der Jugend eine breit eirund-lanzettliche Spreite mit gegabelter Rippe haben, später jedoch zweiteilig werden und infolgedessen in ihren beiden Spreitenlappen die Rippe an der inneren Seite der Lappen aufweisen.

Sie tragen den Kolben auf einem langen Stiel endständig zwischen den Blättern und unten am Kolben eine Anzahl von Hüllblättern. Es lassen sich nun bei *Cyclanthus* zwei Fälle unterscheiden. Es gibt Arten, bei denen die Blüten in 2 Spiralen stehen, welche von unten nach oben verlaufen, aber so, daß in der einen Spirale bloß ♂, in der anderen bloß ♀ Blüten stehen.

Die Blüten sind hier stark reduziert, die ♂ haben gar keine Blütenhülle und bestehen aus 6 Staubblättern, welche unten verwachsen sind, dann eine kleine Strecke frei sind und dann wieder 2 an 2 verwachsen, um schließlich ganz frei zu werden. Die ♀ Blüten bestehen aus einem Fruchtknoten und der sympetalen Blütenhülle, an deren Innenseite ein Kreis kurzer Staminodien angewachsen ist.

Bei anderen Arten stehen die Blüten in abwechselnden ♂ und ♀ Kreisen, und wenn auch der Blütenbau dem der spiraligen Arten ganz

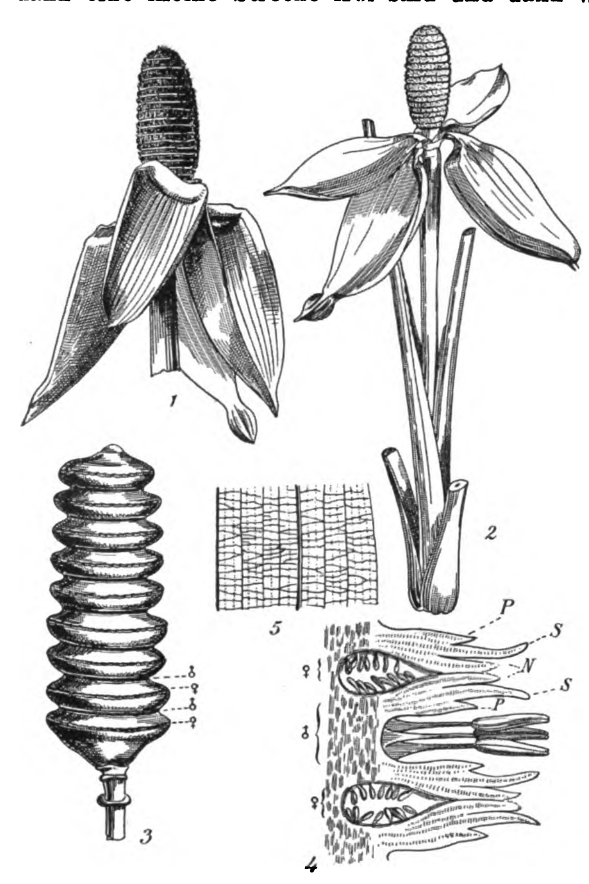


Fig. 351. Cyclanthus bipartitus. 1 Infloreszenz, nach Wettstein. 2 Blütenkolben und Blattstiele, nach Le Maout et Decaisne. 3 Kolben abgeblüht und mit den Spuren der obersten Scheiden; ♂ die männlichen, ♀ die weiblichen Ringe, die männlichen Blüten abgefallen. 4 Teil eines Längsschnittes durch den blühenden Kolben. Zwei ♀ und ein ♂ Ring durchschnitten. P Perianth. S Staminodien. N Narbe der ♀ Blüte. 5 Stück der Spreite aus der Spitze des Blattes mit der Nervation. 3—5 nach Flora brasiliensis.

ähnlich ist, so wird die Reduktion noch ärger, ja sogar auffallend, indem sich zwischen den Fruchtknoten der ♀ Blüten keine Scheidewände mehr ausbilden, so daß die Fruchtknoten eines Kreises einen gemeinschaftlichen Hohlring bilden, in dem sich zahlreiche Plazenten mit ihren vielen Ovulis gegenüber stehen.

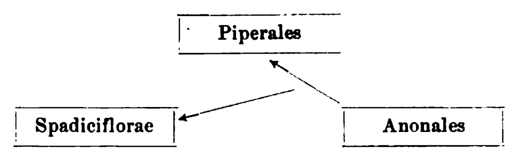
Später fallen die ♂ Blüten ab, und die Achse schwillt um die ♀ Blüten herum an.

Bei allen *Cyclanthaceen* verwelken die Staminodien in wenigen Stunden, und die Infloreszenzen sind stark protogynisch, so daß wohl Insektenbestäubung stattfinden muß, worauf auch der starke Geruch der sich entfaltenden Kolben hinweist.

In der Anatomie zeigen sie nach DRUDE im Bau der Blätter den innigsten Anschluß an die Palmen, zumal bei den größeren fächertragenden Arten. Zahlreiche Gefäßbündel verlaufen, ähnlich wie bei den Palmen verteilt, im Blattstiele und treten von dessen Spitze in die Mittelrippe, in die oberen und unteren Gabelnerven, welche abwechselnd an der Ober- und Unterseite der Lamina verlaufen, ein und bilden stets starke Bastfaserbelege um die Xylemteile mit ihren weiten Gefäßen, aber auch um die zarten Leptombündel herum. Das Vorkommen von Raphidenbündeln im Blatte weist noch auf Verwandtschaft mit den *Araceen* hin, worauf auch die mit Haftwurzeln versehenen Stämme der lianenartigen Arten deuten. Auch zu den *Pandanaceen* bestehen in der Bildung der Sammelfrüchte in den vieleiigen Placenten und den vielen Staubblättern Beziehungen.

Ich kann mich denn auch ohne Bedenken DRUDEs Meinung über die Verwandtschaftsbeziehungen anschließen. Er sagt: „Man kann nur darüber zweifelhaft sein, ob man diese Familie den Palmen oder den *Araceen* oder den *Pandanaceen* als am nächsten stehend betrachten soll. Hinsichtlich der Vegetationsorgane kann es sich in erster Linie nur um Palmen, in zweiter um *Araceen* handeln. Während die ♀ Blüten sich von allen Palmen entfernen, bei denen die große Samenzahl an wandständigen Placenten unerhört ist, und während sich hierfür Analogien bei den *Araceen* und bei *Freycinetia* finden, kann man die ♂ Blüten nicht unschwer mit denen von *Phytelephas* unter der letzten Gruppe der Palmen vergleichen, doch ist daran zu erinnern, daß diejenigen *Pandanus*-Arten, welche auf rundlichem Stiel sich erhebende, perigonlose ♂ Blüten mit vielen Antheren besitzen (z. B. *P. furcatus*, ebenso *Freycinetia*), ebenfalls einen stichhaltigen Vergleich zulassen. Die Gruppierung der ♂ und ♀ Blüten auf demselben Kolben ist weder nach dem Modus der Palmen, noch nach dem der *Araceen* vollzogen, doch am ehesten mit den bei einigen Gattungen der letzteren (*Spathicarpa, Spathantheum*) vorkommenden Verhältnissen zu vergleichen."

Aus alledem folgt wohl, daß es zwischen *Araceae, Cyclanthaceae, Pandanaceae* und *Palmaceae* Verwandtschaft gibt, welche uns erlaubt, diese unter Hinzufügung der *Lemnaceae* und *Sparganiaceae* als eine Gruppe der *Spadicifloren* zusammenzufassen. Auf die Anordnung der Familien innerhalb der *Spadicifloren*, wie sie der Uebersichtlichkeit wegen im Stammbaum angegeben sind, lege ich keinen besonderen Wert, wohl aber glaube ich, daß vieles für die Verbindung der Reihen spricht, wie wir sie bis jetzt fanden, nämlich:



Betrachten wir von den noch zu besprechenden *Spadicifloren* nun zunächst die große Gruppe der Palmengewächse. Die

Palmaceae

bilden eine sehr große Familie, bei der bei vielen Arten die bekanntlich bei Monokotylen seltene Bildung riesiger Stämme eingetreten ist. Meistens sind diese unverzweigt, verzweigte Exemplare, von denen es schöne im

Museum zu Kew gibt, gehören zu den größten Seltenheiten, jedoch ist unterirdische Verzweigung aus dem Rhizom, wie RIDLEY (Ann. of Bot., 1907) nachwies, häufig. Die Blätter sind relativ groß, meist fächerartig oder fiederig zerschlitzt. Die Blüten stehen in einfachen oder verzweigten, anfangs von einer großen, oft holzigen Spatha umgebenen Infloreszenzen und sind meistens unisexuell. Das Perianth besteht aus 3 Sepalis und 3 Petalis, welche entweder gleich oder verschieden sein können. Die Staminalzahl wechselt von 3 bis zu sehr vielen. Karpelle 3, frei oder zu einem ein- bis dreifächerigen Fruchtknoten verwachsen, meistens jedes mit einem Ovulum; oft sind einzelne Fruchtblätter rückgebildet. Die Früchte sind Beeren, Steinfrüchte oder Nüsse, das Endosperm ist reichlich und hart, bisweilen so hart, daß es als pflanzliches Elfenbein (*Phytelephas* u. a.) verarbeitet wird, oft ruminiert.

Daß die Palmen trotz der ganz anderen Blütenverteilung vielfache Beziehungen zu den *Cyclanthaceen* haben, wurde bei der Besprechung der letzteren betont, und so ist es wohl am besten, die Palmen an die *Cyclanthaceen* anzuschließen, welche sich in ihren Blättern, zumal durch die Arten, bei denen diese fächerförmig sind, manchen Palmen nähern, und in ihrer Anatomie, wie DRUDE sagt, die innigsten Beziehungen zu den Palmen zeigen. Auch die ♂ Blüten von *Phytelephas* z. B. mit ihren vielen Staubblättern sind denen der *Cyclanthaceen* leicht anzureihen. Bei der Keimung der Samen bleibt ein Teil des Kotyledons als bisweilen mächtig entwickeltes Saugorgan (z. B. *Lodoicea Seychellarum*) im Samen stecken. Allerdings sind die Palmen von den *Cyclanthaceen* außer in der ganz anderen Verteilung der Blüten auch noch sehr verschieden durch die kleine Zahl der Ovula gegenüber der sehr großen derselben bei den *Cyclanthaceen*, jedoch scheint Mehreiigkeit abnormerweise bisweilen vorzukommen. Bei gewissen Palmen, z. B. bei *Corypha*, *Metroxylon*, steht die Infloreszenz terminal und stirbt also nach dem Blühen die Pflanze ab, meistens aber ist dies nicht der Fall. Von keiner Palme ist, soviel ich weiß, die Entwickelung des Embryosackes bekannt.

DRUDE gibt folgende Einteilung der Familie:

A. Blütenhülle im ♂ oder ♀ Geschlecht rudimentär. Früchte in dichtgedrängten Kopfständen . . . . *Phytelephantinae.*
   Hierher: *Phytelephas, Nipa.*

B. Blütenhülle 6-teilig, nach P 3 + 3 gebildet, in den ♀ Blüten nach der Befruchtung auswachsend und die Einzelfrüchte umschließend.

   I. Kolben zerstreut-verzweigt, oft weitschweifig-rispig. Blüten einzelnstehend oder in von oben erblühenden Längsreihen. Fruchtknoten aus 3 freien oder locker verbundenen Karpellen gebildet, nach der Befruchtung sich trennend und zu 1—3 getrennten glatten Beeren auswachsend. Fieder- oder Fächerstrahlen der Blätter eingeschlagen . . . . . *Coryphinae.*
   Hierher: *Phoeniceae, Sabaleae.*

   II. Kolben einfach oben wenig ästig, mit dicken zylindrischen Aesten. Blüten streng diklin und dimorph, von Deckblättern umhüllt, die ♂ zu 1 bis ∞ wickelförmig in Gruben der Kolbenäste. Fruchtknoten aus 3 fest verwachsenen, glatten Karpellen, von denen jedes befruchtete einen eigenen einsamigen Steinkern ausbildet. Samen mit rauher Oberfläche, der Innenseite des Putamens überall angewachsen. Blätter fächerförmig mit eingeschlagenen Strahlen . . . . *Borassinae.*

III. Kolben einzeilig bis wiederholt in zweizeiliger Anordnung verzweigt. Blüten von Deck- und Vorblättern umschlossen, in Wickeln oder zweizeiligen Aehren. Fruchtknoten aus 3 fest verwachsenen, von Schuppen überdeckten Karpellen zu einer Panzerfrucht mit dünnem oder holzigem Endokarp auswachsend, Fiedern oder Fächerstrahlen der Blätter zurückgeschlagen . . . . *Lepidocaryinae.*
Hierher: *Mauritieae, Metroxyleae (Raphieae + Calameae).*

IV. Kolben einfach oder ein- bis mehrfach verästelt. Blüten diklin und meistens dimorph, im Fall der Monöcie zu dreiblütigen Knäueln aus 2 ♂ und 1 ♀, seltener aus ∞ ♂ und 1 ♀ am Schluß der Reihe angeordnet. Fruchtknoten aus 3 verwachsenen Karpellen, drei-, zwei- oder einfächerig. Frucht nicht gepanzert, glatt, Blätter gefiedert *Ceroxylinae.*
Hierher: *Arecineae (Caryoteae + Geonomeae + Iriarteae + Morenieae + Areceae)* und *Cocoineae (Elaeideae + Attaleae + Bactrideae).*

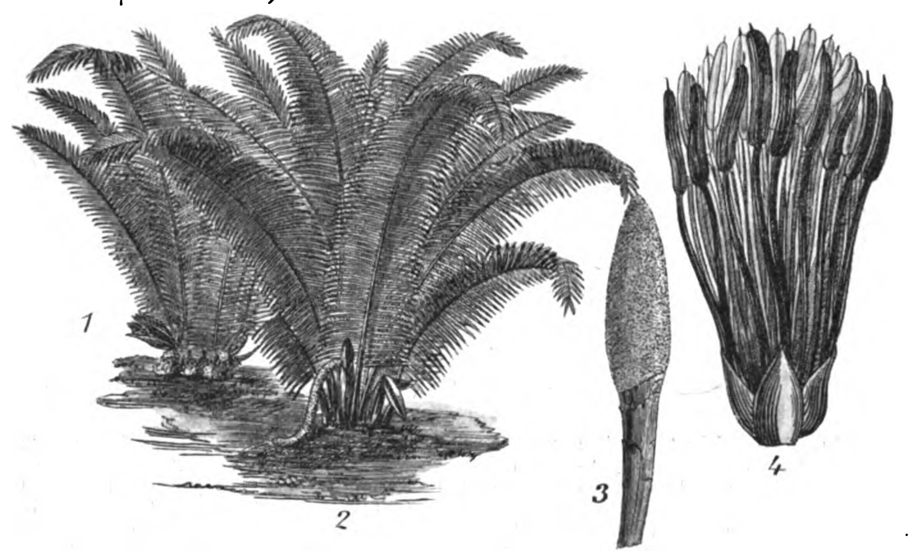


Fig. 352. **Phytelephas microcarpa** R. et P. 1 ♀, 2 ♂ Pflanze, nach KARSTEN. 3 ♂ Infloreszenz von P. macrocarpa, nach BAILLON. 4 ♂ Blüte von P. Ruizi, nach GAUDICHAUD.

Wir wollen nun von jeder dieser Unterfamilien ein Beispiel behandeln und fangen dazu mit den

Phytelephantinae

an, von welcher wir die Gattung, welcher die Unterfamilie ihren Namen verdankt,

Phytelephas (Fig. 352, 353),

wählen. Es ist dies eine Gattung mit wenigstens 3 Arten, welche im tropischen Amerika zwischen dem 9° n. Br. und dem 8° s. Br. (Peru und Columbien), 70—79° w. L., entlang den Strömen, Bächen, an Quellsümpfen in der Küsten- und Bergregion wächst, also etwa wie *Nipa* auf Java.

Von ihnen bildet *Ph. macrocarpa* einen 2 m hohen Stamm, während *Ph. microcarpa* stammlos bleibt. Die Pflanzen sind in ♂ und ♀ differenziert. Der ♂ Kolben ist unverzweigt, lang, dick walzenförmig, und bricht aus 2—4 nahezu vollständigen Scheiden hervor. Die ♂ Blüte hat ein reduziertes Perianth, das nur bei *Ph. Ruizi* aus gekreuzten Blättchen besteht, bei den anderen Arten unregelmäßig zerschlitzt ist. Die mit langen Filamenten versehenen Antheren sind sehr zahlreich, 30—90 pro Blüte.

Der ♀ Kolben ist ebenfalls unverzweigt und bricht aus verhältnismäßig längeren Scheiden hervor. Die Blüten sind unter spiralig gestellten großen Deckblättern verborgen. Die ♀ Blüten sind viel größer

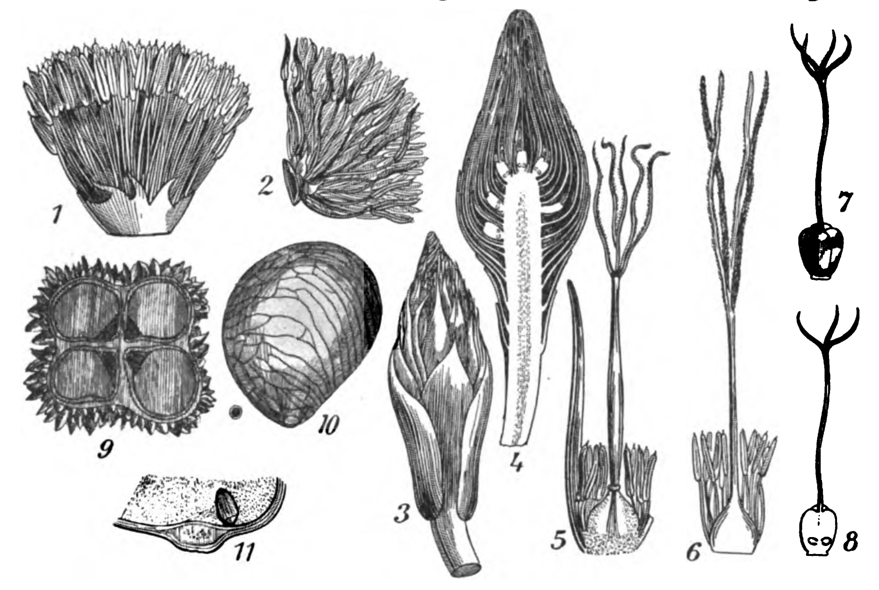


Fig. 353. Phytelephas microcarpa R. et P. 1 ♂ Blüte, nach KARSTEN. 2 Idem, nach SCHOTT. 3 ♀ Kolben im Knospenzustand, nach KARSTEN. 4 Längsschnitt des ♀ Kolbens von P. macrocarpa, nach BAILLON. 5 Teil einer ♀ Blüte (1 Perianthblatt, Staminodien, Fruchtknoten, nach GAUDICHAUD). 6 ♀ Blüte nach Entfernung des Perianths, nach GAUDICHAUD. 7, 8 P. macrocarpa, nach BAILLON. 7 Fruchtknoten. 8 Derselbe im Längsschnitt. 9—11 Nach KARSTEN. 9 Querschnitt durch den Fruchtknoten. 10 Same aus der dünnen Steinschale herausgenommen, mit daneben liegendem, die Embryogrube bedeckenden Keimdeckel. 11 Längschnitt durch Embryo und Nabel von P. Pavonii, nach GAUDICHAUD.

als die ♂ und haben ein gut entwickeltes Perianth, das aus 3 dreieckigen, zugespitzten, imbrikaten Sepalen und 6—12 linear-oblongen, etwas fleischigen, spitzen, viel längeren Petalen besteht. Zahlreiche Staminodien mit ausgebildeten, aber sterilen Antheren sind vorhanden. Ein oberständiger Fruchtknoten, aus 4—9 (meist 5) Karpellen gebildet, befindet sich im Zentrum und hat einen sehr langen Griffel mit ebensovielen langen, fadenförmigen Narben, wie Karpelle vorhanden sind.

Der Fruchtkolben ist ein Syncarpium und besteht aus einem Aggregate von etwa 6 oder mehr aneinandergepreßten und verwachsenen, beerenartigen Einzelfrüchten; jede Frucht ist gefächert, am häufigsten mit 4—6 entwickelten Samen in ebensovielen Fächern. Das Endosperm ist so hart, daß es als pflanzliches Elfenbein Verwendung findet.

Von den

Coryphinae

wollen wir

Phoenix

als Beispiel wählen, und zwar die gewöhnliche Dattelpalme, *Phoenix dactylifera*. Dies ist eine 10—20 m hohe Palme mit ausgebreiteter Krone und fiederig zerschlitzten Blättern, welche von den Kanaren durch die Oasen der Sahara bis nach Arabien und Westasien vorkommt. Die Pflanzen sind in ♂ und ♀ differenziert. Die Kolben werden bis zum Aufblühen gänzlich von der holzigen braunen Scheide eingeschlossen, welche einseitig aufspringt und die reich verzweigte Infloreszenz hervortreten läßt. Die Aeste der Infloreszenzen sind unverzweigt und zonenartig abwechselnd nach vorn und hinten gestellt. Die zahlreichen kleinen ♂ Blüten stehen, sowie die ♀, in den

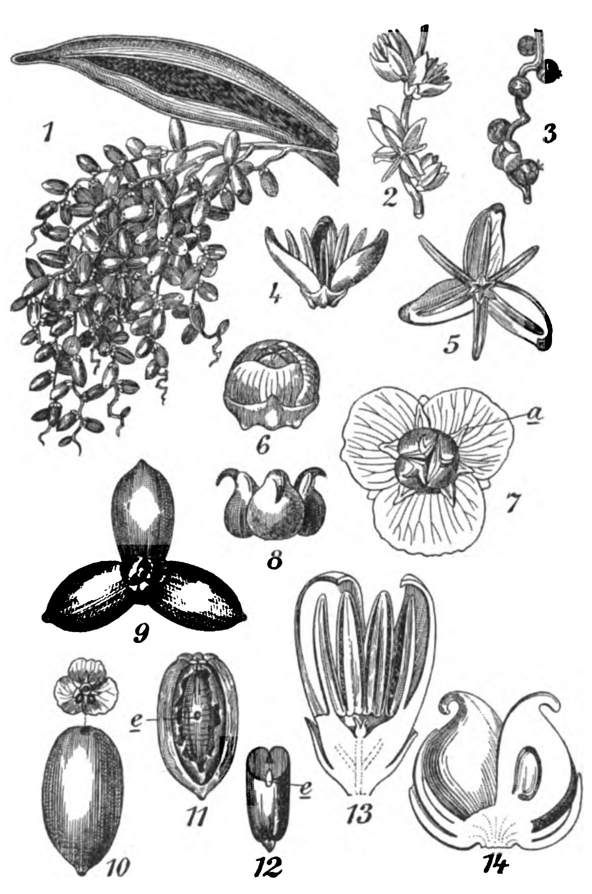


Fig. 354. Phoenix dactylifera L., nach TURPIN mit Ausnahme von 13, 14, nach BAILLON. 1 Junger Fruchtkolben mit Spatha. 2 ♂ Blüten. 3 ♀ Blüten. 4 ♂ Blüte. 5 Dieselbe geöffnet. 6 ♀ Blüte. 7 Dieselbe geöffnet, a Staminodien. 8 Fruchtknoten. 9 Früchte. 10 Frucht mit abgenommenem Perianth. 11 Frucht geöffnet, e Embryo. 12 Querschnitt des Samens, e Embryo. 13 ♂ Blütenknospe, längs durchschnitten. 14 ♀ Blüte, längs durchschnitten.

Einbiegungen der etwas geschlängelten Achse einzeln oder in Knäueln, so daß zwischen den Blüten resp. Knäueln nackte Achsenstücke sich finden (Fig. 354, 2, 3). Bei anderen *Phoenix*-Arten stehen die ♂ Blüten dichtgedrängt.

Die ♂ Blüten haben einen kurzen, gamosepalen, dreizähnigen Kelch und 3 lange, dicke, starre, schief-oblong-lanceolate, valvate Petale. Meistens sind 6 Stamina mit kurzen Filamenten vorhanden, welche an der Basis etwas verbunden sind (selten 3 oder 9), und bisweilen kommt auch noch ein rudimentärer Fruchtknoten vor.

Die ♀ Blüte ist fast kugelig, ihr gamosepaler Kelch hat die Form eines ziemlich tiefen Sackes, dessen Rand in 3 kurze Zähne zerschnitten

ist, von denen 2 nach hinten fallen. Die Korolle besteht aus 3 breiten, konkaven, stumpfen, stark imbrikaten Petalen. 6 oder 3 alternisepale, kurze, stumpfe Staminodien folgen, und das oberständige Gynoeceum besteht aus 3 alternipetalen, freien Karpellen. Die Frucht enthält meistens nur ein Karpell, indem die beiden anderen fehlschlagen. Die Früchte sind nach den Varietäten ovoid oder oblong, fleischig und sehr süß. Die Keimung verläuft nach dem von Sachs beschriebenen Typus, die Spitze des Kotyledons bildet ein im Samen verbleibendes Saugorgan.

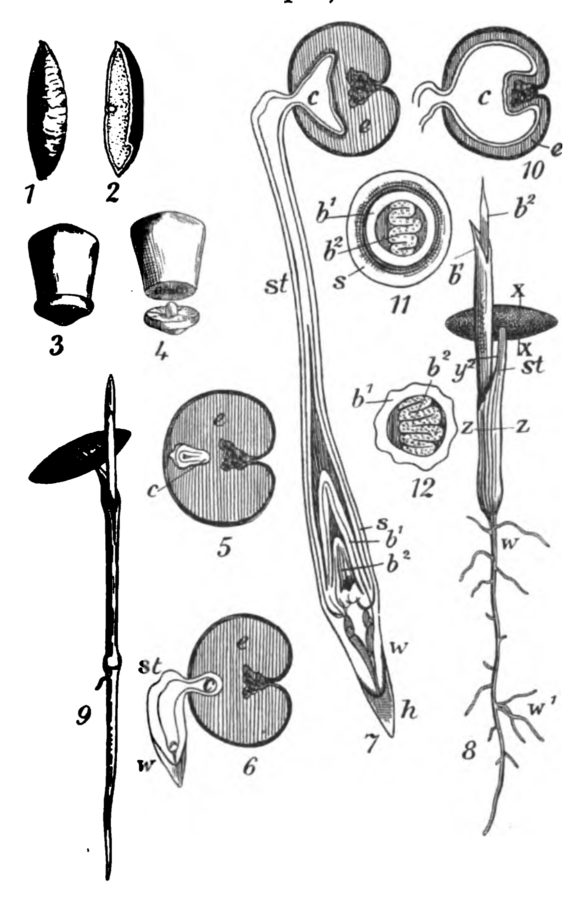


Fig. 355. **Phoenix dactylifera.** Samen, Embryo und Keimung. 1—4 und 9 nach Baillon. 5, 6, 7, 8 und 10—12 nach Sachs. 1 Same. 2 Derselbe im Längsschnitt. 3 Embryo. 4 Embryo mit abgenommenem Kotyledon. 9 Keimpflanze. 5 Querschnitt des ruhenden Samens. 6—8 Keimungsstadien. 10 Querschnitt des Samens bei xx der Fig. 8. 12 Querschnitt bei y^2 der Fig. 8. 11 Querschnitt bei zz der Fig. 8. e Endosperm. s Scheide des Kotyledons. st Stiel desselben. c Spitze desselben, als Saugorgan ausgebildet. w Primäre Wurzel. w^1 Sekundäre Wurzeln. b^1, b^2 Die auf den Kotyledon folgenden Blätter. b^2 wird das erste Laubblatt, dessen gefaltete Lamina im Querschnitt Fig. 11 und 12 zeigen.

Von den

Borassinae

wollen wir

Borassus flabelliformis,

die einzige Art dieser Gattung, als Beispiel wählen. Sie kommt von Senegambien durch die tropischen Savannen Afrikas bis nach Ceylon und dem indischen Festlande vor, ist von da zu den Sunda-Inseln verbreitet und wird vielfach kultiviert. *Borassus* dient zur Bereitung eines Zuckers, der sogar an der Küste Coromandels von Europäern im großen bereitet wird. Auch liefert sie Palmwein, welcher aus dem nach Abschneiden der Infloreszenz ausgeflossenen zuckerhaltigen Saft durch Gärung gewonnen wird. Sie ist in Afrika als Deleb-Palme, in Indien als Palmyra allgemein bekannt.

Es sind riesige Palmen mit fächerförmigen zerschlitzten Blättern.

Die ♂ Kolben haben einzelne, dick-walzenförmige Aeste, welche zwischen den Blättern stehen. Sie tragen große und dicke Brakteen, welche die Achse ganz einhüllen und mit den kleinen Brakteolen zahlreiche Gruben bilden, in denen etwa 10-blütige, zusammengezogene, skorpioide Cymae stehen, deren kleine Blüten nacheinander zwischen den Brakteen hervorragen und sich öffnen. Die ♂ Blüte hat 3 membranöse, gluma-artige Sepalen, dann kommt ein verlängertes Internodium, welches an seiner Spitze die dreiblätterige Korolle und die 6 Stamina trägt (Fig. 357, 3), während bisweilen noch ein Rudiment eines Fruchtknotens vorhanden ist.

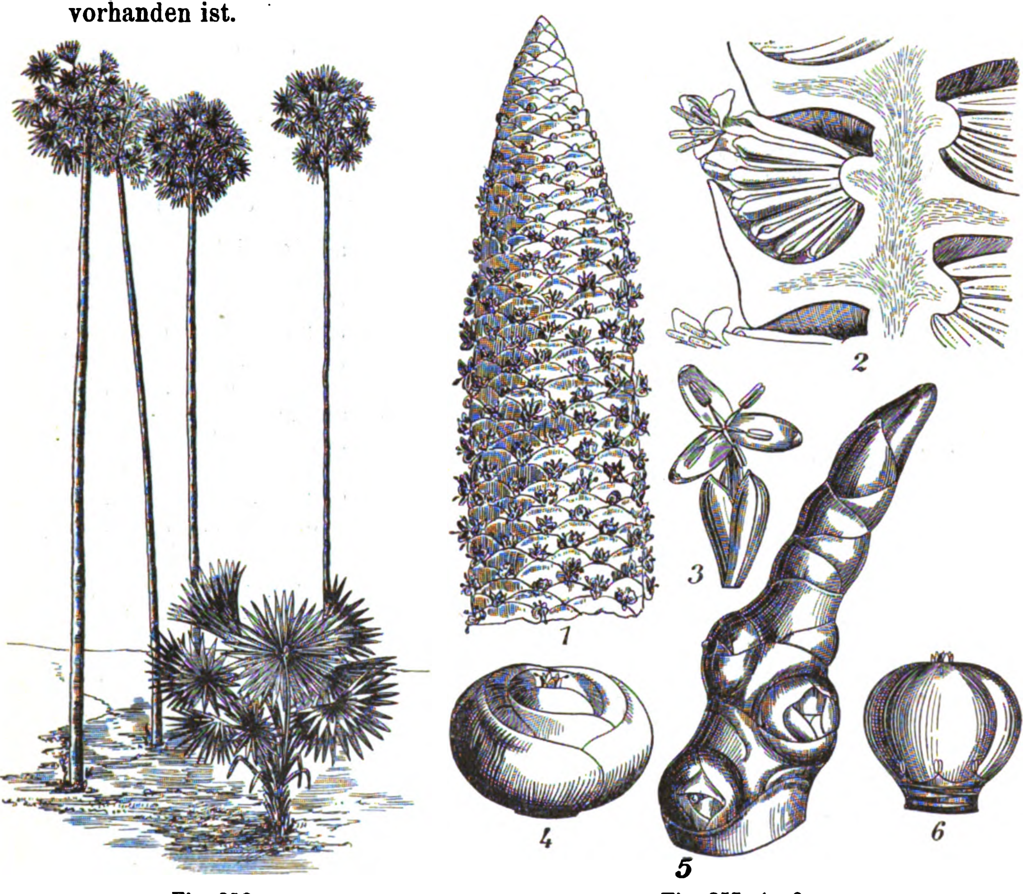


Fig. 356. Fig. 357, 1—6.

Fig. 356. Borassus flabelliformis, Habitus einer jungen und von 4 erwachsenen Pflanzen, nach BAILLON.

Fig. 357. Borassus flabelliformis. 1, 2, 4 nach BAILLON. 3, 5, 6 nach DRUDE. 1 Zweig der ♂ Infloreszenz. 2 Teil der ♂ Infloreszenz im Längsschnitt. 3 ♂ Blüte. 4 ♀ Blüte. 5 Spitze des ♀ Kolbens mit 3 Blüten. 6 ♀ Blüte nach Entfernung des Perianths.

Die ♀ Infloreszenzen sind unverzweigt, armblütig, und die ♀ Blüten stehen meist einzeln in den Achseln ihrer Brakteen. Sie sind viel größer als die ♂ und abgeflacht kugelig (Fig. 357, 4). Sie haben 3 dicke, kurze und breite, stumpfe, stark konkave, imbrikate Sepalen, mit denen 3 gleichförmige, oft kürzere Petalen alternieren. Einige Staminodien sind vor-

handen. Der Fruchtknoten ist fast kugelig oder etwas eckig, dreifächerig mit sehr kurzem, dreinarbigem Griffel. Die Früchte gleichen Kanonenkugeln.

Nahe verwandt ist die bekannte

Lodoicea Seychellarum,

welche, wie DYER vor kurzem beschrieb, ein sehr eigentümliches, halterförmiges, zwei auseinandergezogenen Gehirnhälften sehr ähnliches Saugorgan am Kotyledon bildet (Ann. of Bot., 1900).

Von den

Lepidocaryinae

wollen wir

Calamus

als Beispiel wählen. Dies ist eine große Gattung mit meistens hochkletternden, selten aufrechten Arten mit langen Internodien, deren Blattspitzen meistens in dornige Geißeln auslaufen, wie solche auch an den Infloreszenzspitzen vorkommen können.



Fig. 358. Calamus. 1 nach BLUME. 2, 3 nach DRUDE. 4, 5, 6 nach BAILLON. 1 Spitze einer blühenden und fruchtenden Pflanze von Calamus adspersus BL. 2 Blütenkolben in der Scheide von Calamus (Daemonorops) Bangka H. B. 3 Calamus fasciculatus, ♀ Kolben. 4—6 Calamus ciliaris. 4 Längsschnitt der ♂ Blüte. 5 ♀ Blüten. 6 Längsschnitt der ♀ Blüte. 7 Frucht.

Die Früchte sind Panzerbeeren von Haselnußgröße und kleiner. Etwa 200 Arten asiatisch bis Australien, von ihnen fast 100 im malayischen Archipel, nur 1 Art aus dem tropischen Westafrika.

Die Blüten stehen einzeln, zu 2 oder selten in Gruppen auf den schlanken Aesten des zweizeilig wiederholt verzweigten Kolbens. Die unterste Scheide der Infloreszenz kann vollständig sein, die oberen deckblattartig oder alle Scheiden röhrig-tütenförmig und unvollständig. Die ♂ Blüte hat einen kleinen gamosepalen Kelch. Etwas höher hinauf trägt die etwas verlängerte Blütenachse die Korolle, welche aus 3 freien oder unten vereinigten alternisepalen Petalen besteht. Die 6 Stamina sind



Fig. 359. **Cocos nucifera und Nipa fructicans** (im Vordergrund) am Strande bei Singapore, nach WETTSTEIN.

meistens monadelphisch an der Basis ihrer pfriemenförmigen Filamente. Im Zentrum oft ein rudimentärer Fruchtknoten. Das Perianth der ♀ Blüten ist dem der ♂ ganz ähnlich, sterile Stamina mit oder ohne Antheren sind vorhanden, daneben ein dreikantiger Fruchtknoten, von denen die oppositisepalen Fächer oft fehlschlagen. Bald entwickeln sich auf dem Fruchtknoten die Schuppen, meistens kommt nur eines der 3 Ovula zur Entwickelung.

Von der Gruppe der

Ceroxylinae

wollen wir

Cocos

besprechen; eine etwa 30 Arten zählende südamerikanische Gattung, von der *Cocos nucifera* sowohl durch Meeresströmungen, wie durch die Kultur über alle Tropenländer in vielen Kleinspezies verbreitet ist. Die riesig hohen, mit fiederigen Blättern gekrönten Stämme, welche ein Schiffskapitän seiner Frau einmal beschrieb wie einen Besenstiel mit einer Blattkohle an der Spitze, sind jedem Tropenreisenden bekannt, und die großen Nüsse, welche in Europa meistens ohne das dicke faserige Exokarp eingeführt werden, kennt wohl jedes Kind.

Die Blüten sind monöcisch. Im unteren Teile der Zweige des Kolbens sieht man die ♀ Blüten, oft von zwei lateralen männlichen begleitet, höher hinauf an denselben Zweigen stehen nur männliche, entweder in Paaren oder einzeln. Die ♂ Blüte hat einen kleinen, chorisepalen, dreiblättrigen Kelch und eine größere, aufrechte, ebenfalls freiblättrige, dreigliedrige Korolle. Es sind 6 Stamina und bisweilen ein Fruchtknotenrudiment vorhanden [1]).

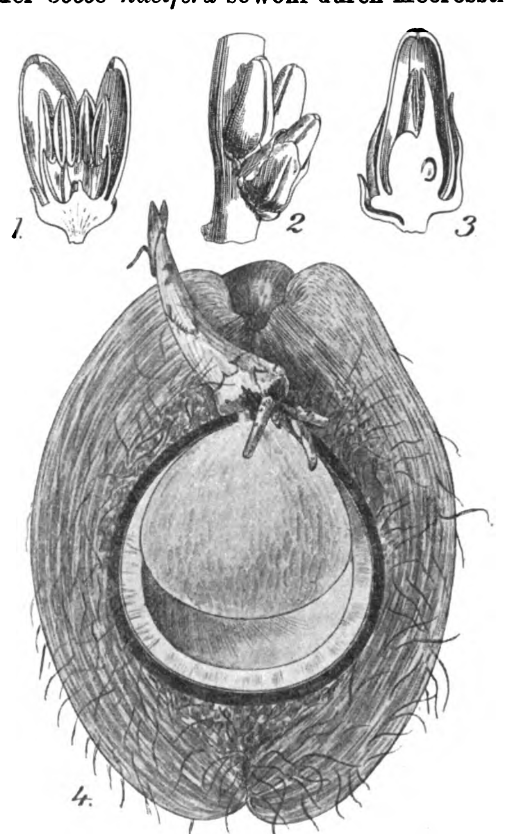


Fig. 360. Cocos pulchra, nach BAILLON. 1 ♂ Blüte im Längsschnitt. 2 Dreiblütiger Glomerulus. 3 ♀ Blüte im Längsschnitt. 4 Keimende Cocus nucifera, nach einem farbigen Bilde im Reichsherbar zu Leiden.

1) Für interessante Einzelheiten über die Blüten von Cocos nucifera sehe man: MÖBIUS, Die Perianthblätter von Cocos nucifera. Ber. D. bot. Ges., Bd. 26a, 1908, p. 115.

In der größeren ♀ Blüte sind die Kelchblätter bedeutend größer, und es ist ein 3-fächeriger Fruchtknoten mit 3 Narben vorhanden. Meistens kommt nur ein Ovulum zur Entwickelung. Das Exokarp der Frucht ist faserig, das Endokarp steinig und zeigt 3 Keimporen, hinter deren einer der Embryo liegt. Der das Endosperm aussaugende Kotyledon ist sehr groß (vergl. Fig. 360, 4).

Betrachten wir jetzt die

Pandanaceae.

So wie bei den *Cyclanthaceen* die unisexuellen Blüten offenbar aus hermaphroditen hervorgegangen sind, so ist dies auch bei den *Pandanaceen* der Fall, das beweisen nicht nur die Staminodien, welche bei *Freycinetia* in der ♀ Blüte vorkommen, sondern auch die Karpellrudimente, welche sich in den ♂ Blüten finden. In dieser Hinsicht stehen die *Freycinetien* also auf niedrigerer Stufe als die *Cyclanthaceen*, bei denen nur in den ♀ Blüten Rudimente des anderen Geschlechts vorkommen. Die *Pandanus*-Arten sind rein unisexuell.

Die Neigung zur gesonderten Stellung der ♂ und ♀ Blüten, welche sich bei den *Cyclanthaceen* schon bei *Cyclanthus* zeigt, ist bei den *Pandanaceen* ganz durchgeführt, indem nicht nur die ♂ und ♀ Blüten in verschiedenen Infloreszenzen untergebracht sind, sondern Diöcie aufgetreten ist, die Pflanzen also in ♂ und ♀ differenziert sind.

Die niedere Stellung der *Pandanaceen* scheint nach Campbell im Embryosack zum Ausdruck zu kommen, wo es, einer vorläufigen Mitteilung Campbells in den Ann. of Bot., Vol. 23, 1908, p. 330 gemäß, gewisse Anklänge an *Peperomia* geben soll. Ich möchte darauf aber, da ich den Embryosack von *Peperomia* für abgeleitet halte, kein zu großes Gewicht legen; auch muß die ausführliche Mitteilung abgewartet werden.

Diese ist inzwischen in dem mir unzugänglichen Bull. Torrey Bot. Club, Vol. 24, 1910, p. 293—295 erschienen. Aus einem Referat in der Bot. Gaz. geht hervor, daß ein gewöhnlicher Eiapparat gebildet wird, aber außerdem eine Fusion von bis zu 6 Kernen zur Bildung eines Endospermkernes stattfindet, und daß überdies eine große scheibenförmige Masse von Antipodenzellen vorhanden ist. Da dieses alles vor der Befruchtung ausgebildet wird, sind hier offenbar mehr Kerne vorhanden, als in irgendeinem sonst bekannten *Angiospermen*-Embryosack. Mit wie vielen Makrosporen aber der Embryosack von *Pandanus* homolog ist, kann ich dem Referate nicht entnehmen, und die Originalarbeit fehlt mir leider.

Freycinetia ist nach dem Vorangehenden primitiver als *Pandanus*, in anderer Hinsicht scheint aber *Sararanga*, eine Gattung, welche in einer Art vor kurzem auf den Salomon-Inseln und auf Neu-Guinea entdeckt wurde, weniger reduziert zu sein. Sowohl die ♂ wie die ♀ Blüten zeigen hier zwei Eigentümlichkeiten, welche den übrigen *Pandanaceen* ganz fehlen; erstens stehen die Blüten hier jede in der Achsel eines schuppenförmigen Tragblattes, zweitens ist ein, wenn auch schlecht ausgebildetes Perianth bei beiden Geschlechtern vorhanden. Beide Arten von Blüten scheinen aber vollständig unisexuell zu sein.

Sararanga sinuosa Hemsl. ist ein bis 29 m hoher Baum ohne Luftwurzeln, *Pandanus* ist strauchig oder baumartig, bildet aber stets Luftwurzeln, *Freycinetia* hat Kletterwurzeln und steht damit den lianenartigen *Cyclanthaceen* resp. *Araceen* am nächsten.

Fangen wir unsere Betrachtungen also mit

Freycinetia

an. Die *Freycinetien* sind meist reichverzweigte, vielfach kletternde Sträucher, welche im Malayischen Archipel ihr Hauptverbreitungsgebiet haben, aber bis an die Sandwich-Inseln reichen. Auf Java sieht man ihre roten oder gelben Hochblätter oft in großer Entfernung an den Stämmen des Urwaldes aufleuchten.

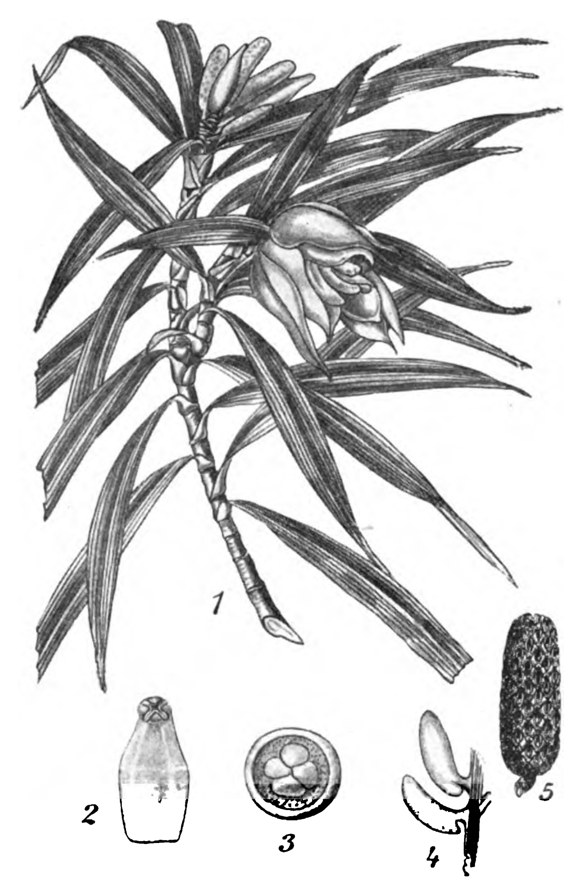


Fig. 361. Freycinetia. 1 F. javanica, nach BLUME. 2 ♀ Blüte. 3 Stigma auf einem jungen Stadium. 4 Ovula. 5 Frucht von F. Banksii, nach BAILLON.

Die Kolben sind ziemlich langgestielt und stehen büschelig an den Zweigspitzen oder an eigenen kleinen Achselsprossen.

Die Pflanzen sind diözisch. Die Blüten an den ♂ Kolben haben eine größere Zahl von dichtgedrängten Staubblättern, und bei den meisten Arten sind zwischen ihnen Fruchtknotenrudimente vorhanden.

Die ♀ Blüten enthalten wohl immer Staminodien und eine oft große Zahl kreisförmig geordneter Karpelle, welche zu einem einfächerigen Fruchtknoten verbunden sind. Im Fruchtknoten ist eine

größere Anzahl von Ovulis als bei den *Cyclanthaceen* vorhanden und folglich in der reifen Beere eine größere Zahl kleiner Samen mit harter Schale. Der Griffelteil der Beerenfrucht ist verholzt wie bei vielen *Araceen*.

Ueber die Bestäubung ist noch recht wenig bekannt. Gewisse Umstände, speziell der starke Geruch, sprechen für Insektenbestäubung. BURCK zeigte, daß die fleischigen angenehm sauren Brakteen gewisser

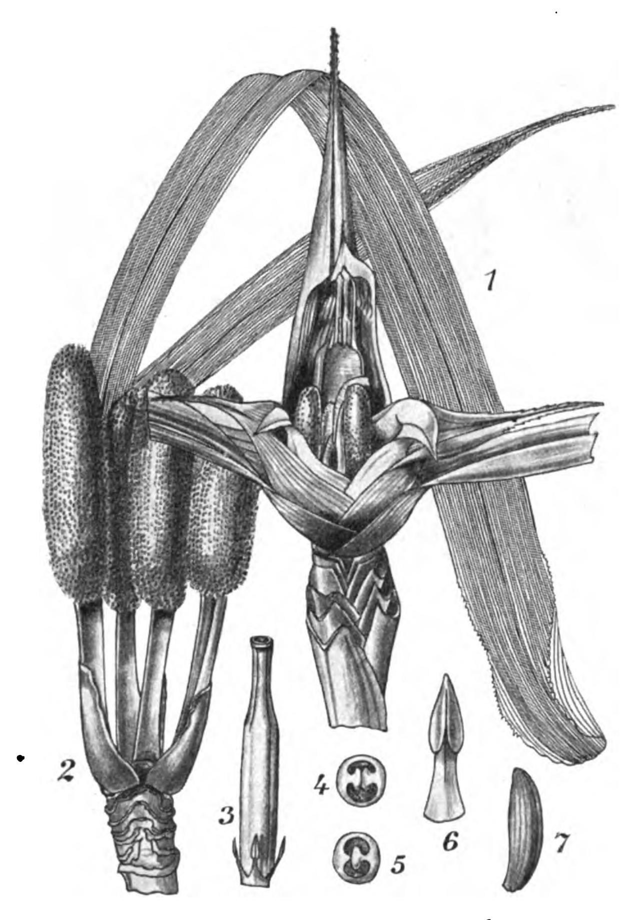


Fig. 362. Freycinetia insignis, nach BLUME. 1 ♂ Infloreszenz. 2 Solche nach Entfernung der Brakteen. 3 ♀ Blüte mit Staminodien. 4, 5 Stigmata von oben gesehen. 6 Staminodium. 7 Same.

Arten von *Freycinetia* von Kalongs (großen Fledermäusen) gefressen werden; angefressene Infloreszenzen können in der Kanarienallee des Botanischen Gartens in Buitenzorg in Hülle und Fülle gesammelt werden. Beim Anfressen der Brakteen setzt sich Pollen in den Haaren ihrer Schnauze fest und kann so nach den weiblichen Infloreszenzen gebracht werden. WARBURG hält diese Kalongs aber bloß für gelegentliche Besucher und meint, daß wohl kleine, nachts fliegende Insekten die Hauptvermittler bei der Befruchtung sein werden.

Während bei den *Freycinetien* die männlichen und weiblichen Kolben nur wenig in der Form und gar nicht in der Anordnung verschieden sind, ist dies bei

Pandanus

anders. Die weiblichen Infloreszenzen sind meistens kugelig, die männlichen langgestreckt, Andeutungen davon sind aber auch schon bei *Freycinetia* vorhanden. Die weibliche Infloreszenz kann ein einfacher Kolben sein, ein sphärisches, ovales oder längliches „Köpfchen", oder aber es kann, wie bei *Pandanus racemosus*, eine Achse mit deutlichen Internodien gebildet werden, in deren Blattachseln die ♀ Kolben stehen. Die ♂ Infloreszenzen sind nie einfach, ihre Kolben sind langgestreckt.

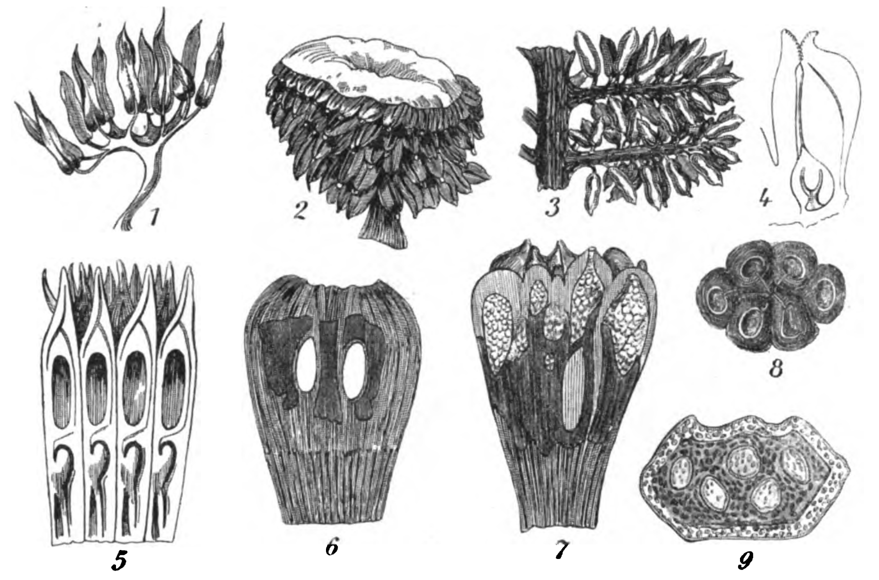


Fig. 363. Pandanus, nach SOLMS-LAUBACH. 1 ♂ Blüte von Pandanus Lais KURTZ. 2 idem von P. macrocarpus BROGN. 3 idem von P. fragans BROGN. 4 Längsschnitt der ♀ Blüte von P. pygmaeus HOOKER. 5 Längsschnitt einiger Drupae der P. militaris GAUDICH. 6 Längsschnitt der Drupa von P. tenuifolius BALF. fil. 7 Längsschnitt der Drupa von P. fascicularis LAM. 8 Scheitelfläche des Fruchtknotens von P. utilis. 9 Querschnitt der Frucht derselben Art.

Die ♀ Blüten entbehren der Staminalrudimente, sie bestehen aus einer Anzahl von Karpellen, welche zu mehrfächerigen Fruchtknoten verwachsen. Diese Verwachsung kann mehr oder weniger vollkommen sein, ja der Fruchtknoten kann auf 1 Karpell reduziert werden (*P. foetidus* ROXB., *P. furcatus* ROXB.). Jedes Karpell enthält aber, im Gegensatz zu *Freycinetia*, nur 1 Ovulum.

Die Frucht der *Pandanus*-Arten mit mehreren Karpellen ist eine vielfächerige Drupa mit überaus zähem und festem Stein. Jedes Fach enthält einen Samen. Das Perikarp ist nach SOLMS, wie bei vielen Palmen, von zähfaserig-saftiger Beschaffenheit. Im Griffelteil der Frucht schwindet das innere Gewebe, wodurch ein Hohlraum entsteht, welcher wohl die Treibfähigkeit der Früchte dieser vielfach am Meeresstrande vorkommenden Pflanzen erhöht.

Die ♂ Blüten bestehen aus einer großen Anzahl von Staubblättern, da ihnen sowohl das Perianth, wie jegliches Rudiment eines Fruchtknotens abgeht und sie vielfach sehr dichtgedrängt stehen, so daß die Grenzen zwischen den einzelnen Blüten oft nicht zu bestimmen sind.

Primitiv sind diese Blüten aber wohl sicher nicht, sondern hochgradig reduziert.

Die *Pandani* haben durch ihre Luftwurzeln und ihre dreizeiligen, schwertförmigen, an den Rändern und am Rücken oft stark stacheligen Blätter einen sehr auffallenden Habitus, den das Bild wohl besser als jede Beschreibung klar macht.

Viele *Pandani* treten am Strande von Java mehr oder weniger bestandbildend auf, man findet sie aber auch isoliert im Urwalde, z. B. bei Tjibodas in einer Meereshöhe von über 5000 Fuß.

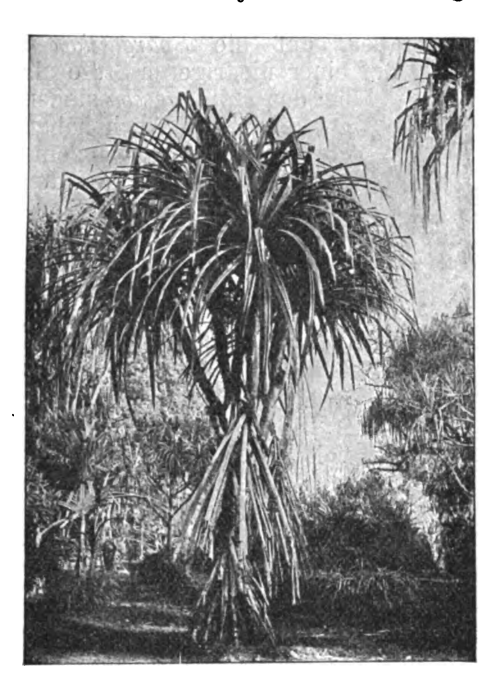


Fig. 364.

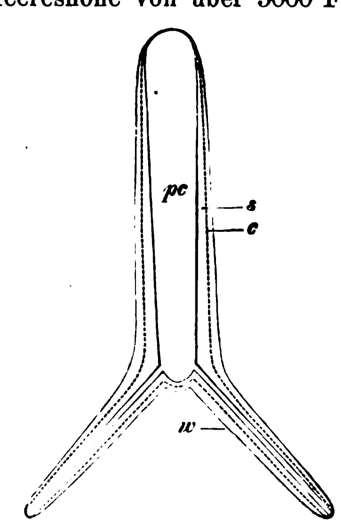


Fig. 365.

Fig. 364. Pandanus spec. Botanischer Garten zu Buitenzorg, nach einer Photographie von KARSTEN. Unten die großen Luftwurzeln.

Fig. 365. Schematische Darstellung des sekundären Zuwachses am Stamm und an den Wurzeln einer Dracaena, nach STRASBURGER, frei nach SCHOUTE. pc Aktinostele, s sekundärer Zuwachs, c die punktierte Linie zeigt das Kambium an, w Wurzel.

Ueber die scheinbar dichotome Verzweigung, sowie über die Verdickungsweise des Stammes hat SCHOUTE, Ann. d. Jard. bot. Buitenz., 1906 und 1907, genaue Untersuchungen gemacht, worauf hier verwiesen sein mag. Das Dickenwachstum der Monokotylen besteht erstens in einer primären Zunahme in der Dicke des Stammes, infolge der Erstarkung des Vegetationspunktes der kräftiger werdenden Pflanze, zweitens in sekundärem Zuwachs durch Bildung eines Kambiums außerhalb der zerstreuten Gefäßbündel im Perizykel. Dieses im Grundgewebe, nicht in einem Gefäßbündel gebildete Kambium bildet längere Zeit nur an seiner Innenseite Zellen (in denen sich natürlich später geschlossene Gefäßbündel differenzieren können) und erst später auch an seiner Außenseite Zellen, welche die Rinde verstärken.

Ein echtes sekundäres Dickenwachstum monokotyler Wurzeln ist nur für die Gattung *Dracaena* bekannt. Der Kambiumring bildet sich hier sogar noch weiter nach außen, nämlich in der Wurzelrinde, und arbeitet wie im Stamme. Vorstehendes von Strasburger entliehenes Schema (Fig. 365) mag dies verdeutlichen.

Die

Sparganiaceae

sollen sich nach Solms von den *Pandanaceen* lediglich durch ihre Blütenhülle, ihre hängenden Samen und ihr mehliges, nicht fettreiches Nährgewebe unterscheiden.

☞ Ein wichtiger Unterschied bleibt aber, daß die *Sparganiaceen* monözisch sind, die Differenzierung also auf einer niedrigeren Stufe als bei den *Pandanaceen* stehen geblieben ist. Auch haben die *Sparganiaceen* eine Blütenhülle, welche den *Pandanaceen* außer *Sararanga* abgeht. Zu den *Sparganiaceen* gehört nur eine Gattung, *Sparganium*, mit etwa 15 Arten in Europa, Asien und Australien.

Die Blütenhülle ist sowohl bei den ♂, wie bei den ♀ Blumen vorhanden und polypetal; daß wir aber hier mit einem schwindenden

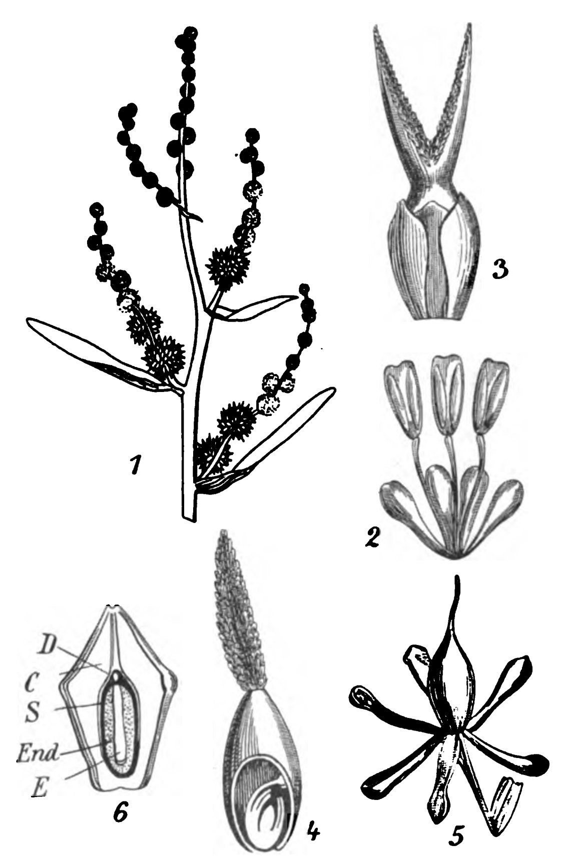


Fig. 366. **Sparganium.** 1 **S. ramosum**, Infloreszenz, nach Rendle. 2 ♂ Blüte derselben Spezies. 3 ♀ Blüte derselben Art mit 3 Hüllblättern und 2 vereinigten Karpellen. 4 Ein Karpell derselben Art, geöffnet. 5 Unreife Frucht von **S. simplex** var. **americanum** mit 6-blätterigem Perianth auf einem Stielchen, das in der Achsel eines häutigen Tragblattes steht. 6 Frucht von **S. simplex** im Längsschnitt. D der aus den Integumenten hervorgegangene Samendeckel, C Karpell, S Samenwand, D Samendeckel, End Endosperm, E Embryo. 2—6 nach Engler.

Organ zu tun haben, folgt wohl aus dem Umstand, daß die Zahl der Blumenblätter bei einer und derselben Art nicht konstant ist, sondern zwischen 3 und 6 schwankt. Die Blütenhülle besteht aus schuppigen Blättern. Die ♀ Blüten sind besser definiert als die ♂, indem jede ♀ Blüte in der Achsel eines Tragblattes steht, während die ♂ eines Tragblattes entbehren, wodurch wohl einmal zwei benachbarte Blütenprimordien zu einer Blüte verschmelzen. Die Blüten stehen in kugeligen Köpfchen, welche an einer einfachen Achse oder an den Seitenachsen eines Zweig-

systems stehen; im ersteren Falle ist die Infloreszenz eine sogenannte „einfache", im letzteren verzweigt.

In allen Fällen stehen an den die Blütenköpfchen tragenden Achsen die ♀ unten, die ♂ oben.

Bei den Arten mit „einfacher" Infloreszenz können die niedrigsten ♀ Köpfchen gestielt sein, ihr Stiel kann aber mit der Hauptachse verwachsen, wie das bei *Freycinetia*, nach ENGLER, auch vorkommt.

Die ♀ Blüten, welche, wie gesagt, in der Achsel eines Tragblattes stehen, haben meistens ein, selten zwei miteinander vereinigte Karpelle

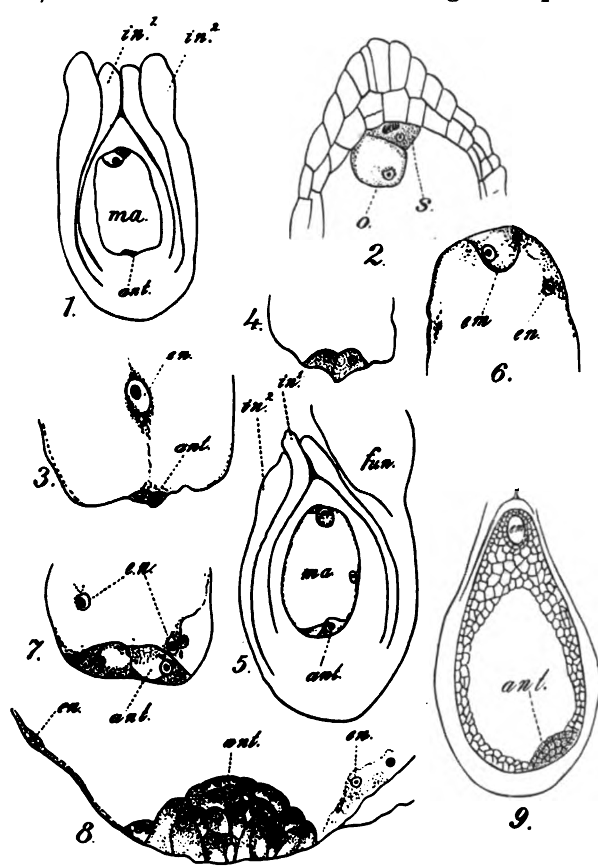


Fig. 367. **Sparganium**, nach CAMPBELL. 1—3, 5—9 S. simplex. 4 S. Greenii. 1 Längsschnitt durch das reife Ovulum. in^1, in^2 Integumente, ma Embryosack, ant Antipoden. 2 Oberer Teil von Nucellus und Embryosack, den Eiapparat zeigend. o Eizelle, s eine der Synergiden. 3 Basaler Teil des Embryosackes der Fig. 2. en Endospermkern, ant Antipoden. 4 Antipodenzellen von S. Greenii. 5 Längsschnitt eines vor kurzem befruchteten Ovulums, der Schnitt verläuft senkrecht zu dem der Fig. 1, so daß der Funiculus (fun) sichtbar ist. 6 Oberer Teil eines Embryosackes mit einzelligem Embryo (em) und einem der sekundären Endospermkerne (en). 7 Unterer Teil desselben Embryosackes, zwei vergrößerte Antipoden und zwei sekundäre Endospermkerne zeigend. 8 Antipodenmasse in einem älteren Embryosack mit wandständigen freien Kernen (en). 9 Aelteres Ovulum nach Anfang der Endospermzellbildung.

— in letzterem Falle ist der Fruchtknoten bilokular — und 3 bis 6 Blumenblätter. Eine lange spatelförmige Narbe ist vorhanden. Das einzige Ovulum entsteht gerade oberhalb der Basis des Karpells, wird aber mit der Entwickelung des letzteren hinaufgeschoben und hängt schließlich von der Spitze hinunter. Die ♂ Blüten haben 3 oder mehr Staubblätter, welche, falls in gleicher Zahl mit den Blumenblättern vorhanden, mit diesen abwechseln. Die Staubfäden sind ganz frei oder mehr oder weniger miteinander vereinigt.

Die Frucht ist eine Drupa, der Same füllt die Fruchthöhlung ganz aus. Eine eigentümliche Samenkappe wird gebildet. Der Embryo ist gerade und liegt in der Achse des reichlichen mehligen Endosperms.

Die Blütenköpfchen umgeben, speziell in dem ♂ Teil der Infloreszenz, die Hauptachse oft mehr oder weniger, wodurch, wie CELAKOVSKY betont, eine Annäherung an die *Typhaceae* stattfindet. Bisweilen verschmelzen benachbarte Fruchtknoten zu einem Synkarpium, wie bei *Pandanus*-Arten. Zumal in der Verzweigung sind die *Sparganiaceae* den *Pandanaceen*, wie RENDLE betont, sehr ähnlich. In beiden Fällen wird die vegetative Verzweigung fortgesetzt durch die Bildung großer Knospen in der Achsel zweier Laubblätter unterhalb der terminalen Infloreszenz.

Der Embryosack von *Sparganium* hat mit dem von *Pandanus* die große Zahl von Antipoden gemein, welche jedoch bei *Pandanus* schon vor der Befruchtuug vorhanden sind, bei *Sparganium* erst nach der Befruchtung durch Teilung der ursprünglich in der Normalzahl (3) vorhandenen Antipodenzellen entstehen. Aus der Arbeit CAMPBELLS (Bot. Gaz., Vol. 27, 1899, p. 155 ff.) geht hervor, daß die frühesten Stadien in der Embryosackentwickelung nicht gefunden wurden, und daß im fertigen Embryosack alles normal ist, nur sind die Antipoden auffallend klein. Sofort nach der Befruchtung fangen die Antipodenzellen aber an, sich lebhaft zu teilen, und noch bevor Zellbildung im Endosperm stattfindet, das heißt also, wenn nur noch freie Kerne im wandständigen Plasma des Embryosackes vorhanden sind, haben sich die Antipoden zu einer auffallenden halbkugeligen Masse vermehrt, welche in den Embryosack sich vorwölbt (Fig. 367, 8). Bis zu 150 Antipoden können so entstehen, jede Zelle gut definiert und mit einem Kern, sie spielen wohl eine Rolle bei der Ernährung des Embryosackes, vielleicht als Haustorium fungierend.

Mit den

Typhaceen

scheinen mir die *Sparganiaceae* doch in mancher Hinsicht übereinzustimmen, die Keimung verläuft in ähnlicher Weise, die Stamina haben große Aehnlichkeit, und auch die weibliche Blüte läßt sich durch Reduktion, durch Verlust der Blütenhülle aus der von *Sparganium* recht gut ableiten. Die eigentümliche Anordnung der Blüten um die ganze Infloreszenzachse herum ist bei *Sparganium*, wie wir sahen, schon angedeutet, die Anordnung der ♀ Blüten auf dichtstehenden, kurzen, zylindrischen Auswüchsen der Infloreszenzhauptachse spricht auch für ihre Ableitung aus Partialinfloreszenzen, die denen von *Sparganium* ähnlich sind.

Hierher gehört nur die Gattung *Typha* mit 9 Arten in den tropischen und gemäßigten Gegenden von Europa, Asien, Afrika und Nordamerika.

Alle *Typha*-Arten sind Wasser- oder Sumpfgewächse mit kriechenden perennierenden Rhizomen, mit aufrechten Sprossen. Die langen kriechenden Rhizome haben zwei laterale Schuppenreihen, in deren Achseln die Zweige stehen. An der Basis eines blühenden Zweiges befindet sich vielfach ein Paar lateraler Zweige, welche in charakteristischer Weise knieförmig aufwärts gebogen sind. Die Form der Blätter ist aus den Figuren wohl deutlich.

Die Spitze der blühenden Achse wird von einer Infloreszenz eingenommen, welche walzenförmig, und deren unterer, sammetartiger, bedeutend dickerer Teil weiblich ist, während der obere Teil männlich ist. An der Basis des ♀ Teiles befindet sich eine dünne blattähnliche Braktee, welche diesen Teil ganz einhüllen kann, bald aber abfällt, und an der Basis des ♂ Teiles ist eine ebensolche, die mit der ersteren alterniert. Der

♂ Teil sitzt bei gewissen Arten dem ♀ unmittelbar auf, ist aber bei anderen durch eine nackte Achse von ihm getrennt.

Die ♂ Blüten entspringen unmittelbar aus der Kolbenachse. Sie bestehen meistens aus 3, bisweilen aus mehr, unten verwachsenen Staubblättern, bei anderen Arten sind sie auf 2, oder sogar 1 (*T. minima*) reduziert. Die Blüten werden von Haaren oder Schuppen umhüllt, welche jedoch keine deutliche Anordnung zeigen, und von denen es zweifelhaft ist, ob sie als reduziertes Perianth oder als bloße Auswüchse der Kolbenachse aufzufassen sind; ersteres scheint mir doch das Wahrscheinlichste. Bei *Typha minima* fehlen sie.

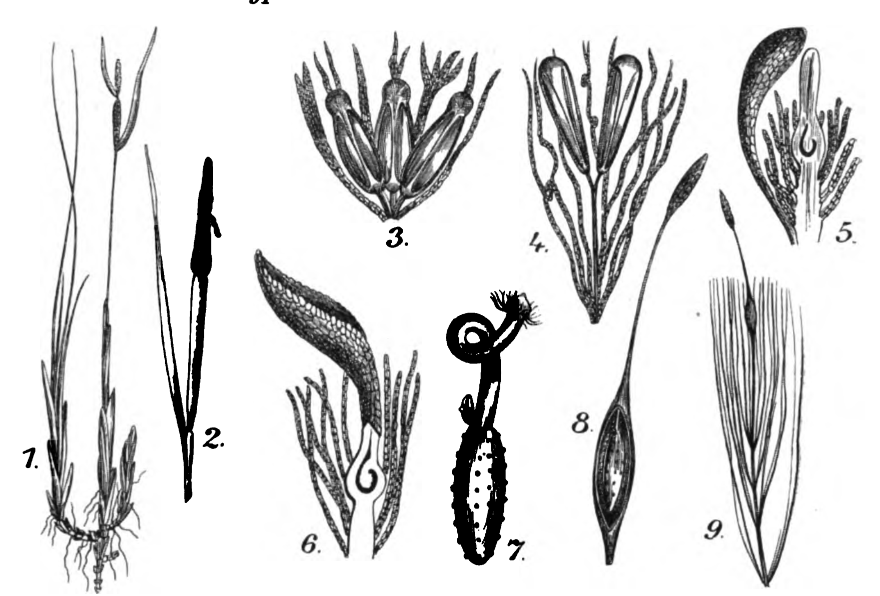


Fig. 368. Typha. 1 Typha Laxmanni Lepech. Habitus nach ENGLER. 2 Oberer Teil des blühenden Stengels von Typha latifolia, nach RENDLE. Oben der ♂ Teil der Infloreszenz, in welcher ein Braktee, unterhalb desselben der ♀ Teil. 3, 5 Typha angustifolia, alle anderen T. latifolia. Alle nach ENGLER. 3 Junge ♂ Blüte von Haaren umgeben. 4 Aeltere ♂ Blüte. 5 Junge ♀ Blüte im Längsschnitt, links die Braktee. 6 ♀ Blüte mit der großen spatelförmigen Narbe, das Ovar halbiert. 7 Keimender Same. 8, 9 Früchte mit stark verlängertem Gynophor und Griffel.

Die ♀ Blüten stehen zum größeren Teile auf dichtgedrängten, kurzen, zylindrischen Auswüchsen der Kolbenachse, welche wohl als Partialinfloreszenzen, den Köpfchen von *Sparganium* homolog, aufzufassen sind. Ein Teil von ihnen ist jedoch auf die Kolbenachse übergegangen, was bei der weitgehenden Reduktion der Infloreszenz durchaus verständlich ist. Eine große Zahl der ♀ Blüten, speziell diejenigen, welche an den Spitzen der Auswüchse stehen, ist abortiert und steril geworden.

Die gewöhnlichen fertilen ♀ Blüten, welche sich auf der Kolbenachse und an den unteren Teilen der Auswüchse befinden, haben ein langes, mit vielen Haaren besetztes Gynophor und stehen vielfach in der Achsel eines schuppenförmigen Tragblattes, die ganze ♀ Blüte ist demnach auf ein einziges Karpell reduziert. Dieses hat einen langen Griffel mit verhältnismäßig großer Narbe, ist unilokulär und hat ein anatropes, hängendes Ovulum, wie bei *Sparganium*. Die Haare verlängern sich zu einer Art

Pappus, welcher die reife, der Länge nach aufspringende Frucht umgibt. Endosperm und Embryo wie bei *Sparganium*.

Summa summarum scheint mir *Typha* am besten als ein stark reduziertes *Sparganium* aufzufassen.

Wir haben nun die *Anonales* verlassen, als wir die *Piperales* und als monokotylen Seitenzweig derselben die *Spadicifloren* an dieselben anschlossen. Wir sahen weiter (S. 455, 457), daß die Familie der *Trochodendraceen* manche Eigenschaft mit den *Hamamelinen* gemein hat, und so wäre es also angebracht, jetzt zu erörtern, ob sich da ein Anschluß finden ließe. Da aber die *Hamamelinen* auch gewisse Beziehungen zu den *Rosales* und diese zu dem größeren Teil der Dikotylen aufweisen, möchte ich es vorziehen, zunächst eine andere aus den *Anonales* hervorgegangene Entwickelungsreihe, die der *Ranales*, zu verfolgen, und dies um so mehr, weil von diesen meines Erachtens der Rest der Monokotylen abgeleitet werden muß und so die Behandlung einheitlicher wird.

Einundzwanzigste Vorlesung.

Die Ranales

definiert HALLIER in folgender Weise: Schon ohne aromatische runde Oelzellen im Blatt. Berberin sehr verbreitet. Blausäure bis jetzt nur als Acetonverbindung nachgewiesen. Achse zum *Aristolochia*- und zum Monokotylenbau hinneigend. Meist schon Innenkork. Blätter zu einfacher und wiederholter Dreiteilung neigend (vergl. auch *Illigera* und die Blattnerven von *Sassafras* unter den *Anonales*), Neigung zu Monokotylie. Blütenhülle meist 3-, 3 + 2- oder 2-zählig, Ovula crassinucellat, bitegminär bis unitegminär. Embryo meist nur klein und kurz und im reichlichen Endosperm, bei den *Nymphaeaceen* meist auch im Perisperm.

Nach HALLIERS Auffassung enthalten sie die Stammeltern der ganzen Monokotylen, was meiner Ansicht nach, wie gesagt, nicht zutrifft.

Zu den *Ranalen* bringt HALLIER die *Dilleniaceae*, *Berberidaceae*, *Menispermaceae*, *Ranunculaceae*, *Nymphaeaceae* und *Ceratophyllaceae*.

Die Zusammenfügung dieser Familien ist mit Ausnahme der der *Dilleniaceen* eine viel gebräuchliche. Die *Dilleniaceae* aber werden jetzt meistens in Verbindung mit den *Theaceen* gebracht. Zwar haben sie manches mit den *Ranales* gemein, wurden früher auch vielfach in direkte Verbindung mit den *Ranunculaceen* gebracht, aber mit Recht sagt GILG, daß eine solche Uebereinstimmung in den Anfangsgliedern zweier Reihen, welche gemeinsame Ahnen haben, leicht vorkommen kann. Nun will HALLIER auch nicht die *Dilleniaceae* in dem Umfange, wie sie GILG faßt, zu den *Ranales* bringen; er weist aus ihnen die Untergruppe der *Sauraujeae* aus, welche er auch nicht in der Nähe der *Theaceen* belassen, sondern bei den *Bicornes* in der Nähe der *Clethraceen* unterbringen will. Mit diesen Auffassungen kann ich mich nicht befreunden. Die Reihe der *Guttiferales*, wie sie WETTSTEIN auffaßt, scheint mir natürlich zu sein und von diesem Vorgehen HALLIERS bloß auseinandergerissen zu werden. Ich möchte demnach die *Dilleniaceae* n i c h t zu den *Ranalen* stellen, sondern diese Gruppe auf die *Berberidaceae*, *Menispermaceae*, *Ranunculaceae*, *Nymphaeaceae* und *Ceratophyllaceae* beschränken.

Zu den

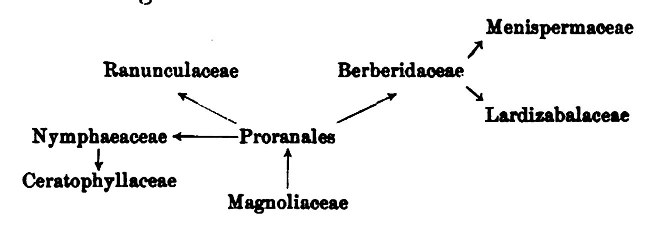
Berberidaceen

stellt HALLIER erstens die *Lardizabaleae*, welche man meistens als gesonderte Familie betrachtet, aber doch in der Nähe der *Berberidaceen* unterbringt, weiter die *Paeonieae*, die wohl allgemein zu den *Ranuncula*-

ceen gestellt werden, und *Glaucidium*, welches ebenfalls zu den letzteren gestellt zu werden pflegt. Die Sache ist unwesentlich, weil ja allgemein die nahe Verwandtschaft von *Berberidaceen* und *Ranunculaceen* anerkannt wird, um so mehr, als in dem *Ranunculaceen*-System von PRANTL *Paeonia, Hydrastis* und *Glaucidium* doch schon als eine besondere Gruppe der *Ranunculaceae* betrachtet werden. Die *Berberdiopsideae*, welche HALLIER hierher stellt, werden meistens zu den *Flacourtiaceen* gebracht.

Nun will HALLIER die *Lardizabaleae* von den *Magnoliaceen* herleiten, von denen sie aber durch die zyklischen Blüten schon ziemlich weit entfernt sind; das gleiche gilt von den *Berberidaceen* und auch von den *Menispermaceen*, welche HALLIER ebenfalls vor die *Ranunculaceen* stellt. Ueberdies zeigen sowohl *Lardizabaleae* wie *Menispermaceae* schon Differenzierung in ♂ und ♀ Blüten, was die *Berberidaceae* nicht tun. Hingegen sind die *Ranunculaceae* vorwiegend spiralig gebaut, stehen deswegen den *Magnoliaceen* wohl näher. Ihr durchweg krautiger Charakter bewirkt aber, daß die vorwiegend holzigen *Berberidaceae, Lardizabaleae* und *Menispermaceae* in dieser Hinsicht wieder weniger abgeleitet erscheinen.

Mir scheint nach alledem, daß zwischen den *Anonalen* und den jetzigen *Ranunculaceen* ein Bindeglied fehlt, eine ganz hypothetische Gruppe, die wir die *Proranales* nennen können, und der sowohl die *Berberidaceae* wie die *Ranunculaceae* entspringen. Die Anordnung scheint mir dann etwa in folgender Weise stattfinden zu können:



Fangen wir mit der Besprechung der

Ranunculaceae

an. Rechnen wir mit HALLIER die *Paeonieae* als *Berberidaceen*, von denen sie dann die niedrigsten Repräsentanten sein würden, so können wir die *Ranunculaceae*, welche durch ihre meist zwittrigen, aktinomorphen, selten zygomorphen, vorwiegend schraubigen Blüten und durch ihr einfaches oder doppeltes Perianth, hauptsächlich aber durch die große Zahl ihrer Stamina und 1 bis viele freie oder verwachsene Fruchtknoten charakterisiert sind, in die beiden Gruppen der *Anemoneae* und *Helleboreae* zerlegen. Bei der offenbaren Zueinandergehörigkeit dieser Gruppen ist dies wohl besser als 2 Familien aus den *Ranunculaceen* zu machen, was sich übrigens auch verteidigen ließe. In mancherlei Hinsicht zeigen die *Ranunculaceae* Hinneigung zu den Monokotylen, so haben z. B. *Actaea, Cimicifuga, Thalictrum* und andere einen an die Monokotylen erinnernden Gefäßbündelverlauf im Stengel, so sind häufig die Kotyledonarstiele, z. B. bei *Caltha*, verwachsen und bilden eine Röhre, aus der die Plumula seitlich hervorbricht, ja es können sogar die Laminae der Kotyledonen verwachsen, wodurch der Keimling einblätterig aussieht, so bei *Eranthis* und *Ficaria*.

Die *Ranunculaceae* sind vorwiegend zirkumpolar, aber auch in den Tropen und auf der südlichen Halbkugel kommen sie vor.

Die *Ranunculaceae* lassen sich, wie gesagt, in 2 Untergruppen zerlegen:

A. Samen einzeln, am Grund der Bauchnaht des Karpells entspringend . . . . *Anemoneae.*
B. Samen in 2 Reihen längs der Bauchnaht des Karpells entspringend . . . . *Helleboreae.*

Zwischen beiden bestehen nicht allzuviel Beziehungen; die *Helleboreae* mögen zunächst besprochen werden.

Ueber die

Helleboreae

ist vor kurzem (22. Sept. 1909) eine sehr interessante Studie von R. SCHRÖDINGER, „Der Blütenbau der zygomorphen Ranunculaceen und seine Bedeutung für die Stammesgeschichte der Helleboreen", in den Abh. k. k. zool.-botan. Gesellsch. in Wien, IV, 5, erschienen.

Aus diesen Untersuchungen folgt zunächst, daß das Perianth eine andere Blattstellung hat als die Sporophylle. Das Perianth schließt sich bei den niedrigeren Formen, bei denen es noch spiralig steht, wie bei *Caltha, Helleborus* etc., unmittelbar der Spirale der Laubblätter an, und wird erst allmählich zyklisch. Wir können demnach sagen, daß das Perianth aus Laubblättern hervorgegangen ist.

Bei den meisten *Helleboreen* sind Honigblätter vorhanden. Diese bilden den Anfang der Staminalzeilen, und es ist zweifellos, daß die Honigblätter umgebildete Mikrosporophylle sind.

Die primitiven Blüten bestehen also nur aus drei verschiedenen Formationen:

a) Perianth (am besten als Kelch zu bezeichnen),
b) Mikrosporophyllen (können zum Teil zu Honigblättern umgebildet sein),
c) Makrosporophyllen.

Der Anfang einer Korollenbildung zeigt sich schon bei *Isopyrum* (Fig. 370), wo die 5 Honigblätter in der 5-Zahl in geschlossener Folge entstehen, sich zu einem geschlossenen Kreise begrenzt haben, der zum Perianth (Kelch) gesetzmäßige Stellung hat und in seiner Selbständigkeit den Namen „Krone" schon verdient.

Bei *Aquilegia* (Fig. 372) sind diese Honigblätter zu den Spornpetalen geworden, und bei anderen Formen, z. B. bei den *Delphinien*, stellte ein Teil dieser Honigblätter die Honigproduktion ein und wurde zu dem mehr gewöhnlichen Typus der Petala.

Die Krone der *Ranunculaceen* ist demnach aus Honigblättern entstanden, und da letztere aus Mikrosporophyllen hervorgegangen sind, so besteht sie schließlich selbst aus umgebildeten Mikrosporophyllen.

Nun lassen sich bei den *Helleboreen* zwei bestimmte Entwickelungsreihen unterscheiden; bei der ersteren, den

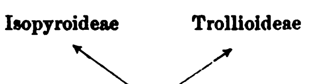
Isopyroideen, steht die Krone, wenn vorhanden, alternisepal, und wie verschieden, sagt SCHRÖDINGER, die Evolutionsstufen sein mögen, welche die Blüten bei den einzelnen Gattungen erreicht haben, so erscheinen doch alle als Etappen auf demselben Entwickelungsweg, der deutlich darauf hin gerichtet ist, Honigblätter und Staubblattzeilen alternierend in den vom Perianth gegebenen Rahmen einzufügen. Bei den

Trollioideen hingegen stehen die Kronen, wo vorhanden, episepal. Hier herrscht, sagt SCHRÖDINGER, eine andere Form der Gesetzmäßigkeit als bei den *Isopyroideen*, aber die Art, wie diese Gesetzmäßigkeit sich allmählich weiter entwickelt, ist dieselbe; auch hier gewinnt die Sexualformation zunächst durch ihre Randzone (Honigblätter) gesetzliche Stellung zu der im Perianth (Kelch) realisierten räumlichen Anordnung und ordnet schließlich ihren ganzen Aufbau in diesem Sinne. Es entstehen auf diesem Wege zwei gut voneinander unterscheidbare Gruppen, 1) die *Nigellinae* (fiederiger Blattbau, plastisch aktinomorphe Kronen, Nektarien mit Verschlußklappen, synkarpe Gynöceen), 2) *Delphiniinae* (palmater Blattbau, zygomorphe Kronen, gespornte Honigblätter, apokarpe, aber stärker reduzierte Gynöceen.

Zu den *Isopyroideen* gehören:
1) *Helleborinae: Helleborus, Eranthis;*
2) *Isopyrinae: Leptopyrium, Isopyrium, Aquilegia;*
3) *Cimicifuginae:*
   a) *Anemonopsis, Cimicifuga, Actaea;*
   b) *Coptis, Xanthorrhiza.*

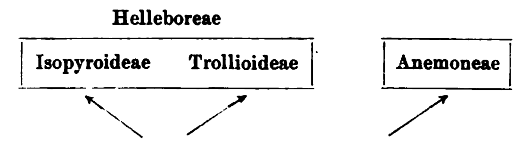
Zu den *Trollioideen* gehören:
1) *Trolliinae: Trollius, Caltha, Callianthemum;*
2) *Nigellinae: Nigella, Garidella;*
3) *Delphiniinae: Aconitum, Delphinium, Consolida.*

Wie der Zusammenhang dieser beiden Gruppen gewesen ist, ist zurzeit ganz unklar; außer durch die Alternisepalie und Episepalie unterscheiden sich die *Isopyroideae* und *Trollioideae* dadurch, daß bei den ersteren die Spreite des Honigblattes zu einem Nektarbecher vertieft ist (nur bei Nektarsterilität flach), während sie bei den *Trollioideen* flach bleibt mit basaler Nektargrube oder -tasche. Vorläufig tun wir also wohl am besten, die Anordnung so zu machen:



Von diesen sind nun die *Isopyroideen* weniger weit vorgeschritten als die *Trollioideae*, indem bei den höheren Vertretern der letzteren Zygomorphie aufgetreten ist; wir wollen aus diesem Grunde unsere Behandlung mit den *Isopyroideen* anfangen.

Auch der Zusammenhang zwischen den *Helleboreen* und *Anemoneen* ist noch recht unklar, allem Anschein nach ist die Art der Placentation der letzteren mehr abgeleitet als die der *Helleboreen*, hingegen ist ihr Blütenbau auffallend rückständig, so daß sie wohl auch eine sehr früh abgezweigte Entwickelungsreihe (vielleicht auch mehrere solcher) darstellen, so daß wir die Sache wohl am besten folgendermaßen auffassen:



Wir wollen dann von jeder Gruppe einige Beispiele behandeln.

Isopyroideae.

Helleborus.

Das Perianth ist bleibend, grün, rötlich oder weiß, 5-blätterig. Die Honigblätter sind kürzer als die Perianthblätter, und es ist die einzige primitive *Helleboree*, welche ein ausgesprochen röhriges Honigblatt besitzt, und auch die einzige, deren Androeceum am häufigsten 13-zeilig geordnet ist (meistens über 100 Stamina). Meistens sind die Anfangsglieder aller Zeilen als Honigblätter ausgebildet. Bei einzelnen Formen aber, besonders bei *H. foetidus*, kommt es zu starker Reduktion in der Zahl der Honigblätter bis auf 8, ja unter 8. Als Grenzfall der Variation entstehen dann vereinzelt Blüten, wo nur die ältesten 5 ausgebildet

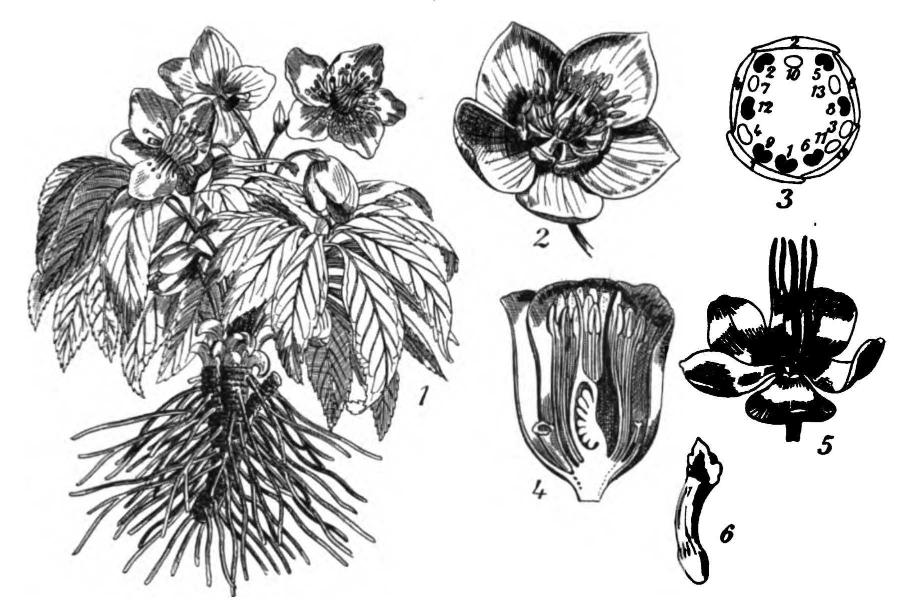


Fig. 369. 1 **Helleborus niger**, nach BAILLON. 2 Blüte von **H. viridis**, nach v. WETTSTEIN. 3 Häufige Stellung des Androeceums bei **Helleborus** (schematisch), nach SCHRÖDINGER. Dargestellt ist ein Einzelfall von **H. niger**, in welchem nur 7 von den 13 randständigen Staminalgliedern als Honigblätter ausgebildet waren (diese schraffiert). 4 Längsschnitt einer **Helleborus**-Blüte, nach BAILLON. 5 Frucht eines **Helleborus**, nach BAILLON. 6 Honigblatt, nach BAILLON.

sind und mit den Perianthblättern alternieren. Das Androeceum bleibt dabei im Prinzip 13-zeilig (vergl. in SCHRÖDINGER Diagramm Fig. 19, V IV, p. 23). Damit erhalten wir den Uebergang zu dem Verhalten von *Isopyrum*.

Die Blütenhülle ist auf 5 Blätter begrenzt. Das Blatt ist palmat, nur 2 Formen (*H. corsicus* und *lividus*) haben ternate Blätter. Das Eigentümliche des palmaten *Helleboreen*-Blattes, von dem nach SCHRÖDINGER alle anderen Formen abgeleitet werden müssen, liegt

a) in der basipetalen Polakronie des Primordiums (frühzeitige Lokalisierung des Wachstums auf einen apikalen Vegetationspunkt mit 2—3 in basisepaler Folge auftretenden Paaren lateraler Vegetationspunkte);

b) in dem angenähert gleichmäßigen Wachstum der aus 5—7 Vegetationspunkten hervorgehenden Segmente. Größe und Selbständigkeitsgrad der Segmente nehmen, der Altersfolge entsprechend, von der Mediane nach außen allmählich ab.

Bei *Helleborus* ist das Blatt nun eigentlich nicht rein palmat, sondern pedatisekt. Ein solches Blatt weicht jedoch vom oben beschriebenen palmaten Typus nur durch die höhere Selbständigkeit der Segmente ab. Die *Helleboreen*, etwa 15 Arten, sind vorwiegend mediterran.

Isopyrum.

Bei *Isopyrum* sind die Honigblätter in geschlossener Folge entstanden, auf 5 beschränkt und so zu einem geschlossenen Kreise geworden, der den Namen Krone verdient. Das Perianth, das hier dann Kelch heißen muß, ist 5-blätterig, die Antheren sind etwa 13-zeilig, die Zahl der Stamina ist *Helleborus* gegenüber stark reduziert, manchmal sind es nur wenig über 12 (bei *Helleborus* meist über 100). Das Laubblatt ist 3-zählig, die Honigblätter können den Perianthblättern von *Aquilegia* sehr ähnlich sehen. Bei der Sektion *Enomion* fehlen die Honigblätter. Es sind 17 Arten aus Asien und Nordamerika, eine, *I. thalictroides*, aus Laubwäldern des Mittelmeergebietes und Mitteleuropas bekannt.



Fig. 370. Isopyrum, nach BRITTEN, Illustr. Flora of the Northern States, II, p. 54. 1 Habitus. 2 Same. 3 Frucht. 4 Kelchblatt.

Aquilegia.

Die Blüten sind durchwegs aus pentameren Kreisen (K_5 C_5 Antheren 15—25 [in 3—5 Kreisen zu 5] G 5) aufgebaut und scheinen also sehr abzuweichen von dem üblichen *Ranunculaceen*-Typus, zumal von dem von *Helleborus*. Doch vermittelt *Isopyrum* den Uebergang, wenn auch *Aquilegia* nicht unmittelbar an *Isopyrum* angeschlossen werden kann. Beide Gattungen haben ein 3-zähliges Laubblatt mit nur vorn gelappten oder geteilten, im übrigen aber ganzrandigen Segmenten; die Honigblätter beider gehören dem napfig-röhrigen Typus an.

Bei einzelnen *Isopyrum*-Arten ist der Saum des Honigblattes schief abgeschnitten, und es gleicht dann, abgesehen davon, daß es nicht gespornt, sondern nur ausgesackt ist, dem von *Aquilegia* in hohem Maße, z. B. *I. grandiflorum*.

Bei beiden Gattungen ist der Zentralzylinder des Stengels gegen die primäre Rinde durch eine aus englumigem Sklerenchym bestehende

Scheide abgegrenzt, an welche sich die nur in einem Kreis stehenden Fibrobasalstränge anlegen.



Fig. 371. (+ 20.) a—c **Isopyrum**, Honigblätter. a I. **anemonoides**. b I. **adoxoides**. c I. **grandiflorum**. d **Aquilegia** (**hispanica**?). Junges Sporenpetal, alles nach SCHRÖDINGER.

Bei den meisten *Isopyrum*-Arten, vielleicht bei allen (auch wenn statt Pentamerie varietätenweise Hexamerie auftritt), bildet genau wie bei *Aquilegia* Isomerie und Alternanz der Honig- und Perianthblätter die Regel. Im Androeceum verhalten sich aber die *Isopyrinae* noch wie die Primitiven (*Helleborus* u. a.): ein einfaches Zahlenverhältnis zwischen Perianth- und Staubblättern fehlt, und wenn die Staubblätter in größerer Zahl vorhanden sind, lassen sich in der Regel 13 Zeilen ablesen.

Die Zahl der unter sich nahe verwandten Arten von *Aquilegia* beträgt etwa 50. Sie wachsen in Zentralasien, Sibirien, Mitteleuropa, im Mittelmeergebiet und in Ostasien und Nordamerika, die der beiden letzten Länder gehören der Gruppe *Longicornes* an, bei denen der Sporn länger als die Platte ist; dazu die abgebildete kalifornische *A. chrysantha* HOOK.



Fig. 372. **Aquilegia chrysantha** HOOK., nach BAILLON.

Die beiden Reihen der *Cimicifuginae* schließen sich durch den Bau ihrer Honig- und Laubblätter den *Isopyrinae* nahe an, unterscheiden sich aber sowohl von diesen beiden als unter sich in sehr präziser Weise.

Die nahe Verwandtschaft zu *Isopyrum-Aquilegia* zeigt sich vor allem im ternaten (nur bei *Coptis quinquefolia* 5-zähligen) Bau des Laubblattes und im napfig-röhrigen Typus des Honigblattes. Die relative Selbständigkeit zeigt sich darin, daß die Blattabschnitte stets an ihrem Rande gesägt sind, und weiter darin, daß die Honigblätter nicht langröhrige, sondern seicht-napfige Becher darstellen. Bei *Anemonopsis* sind sie allem Anscheine nach stets, bei *Actaea-Cimicifuga* häufig, bei *Coptis* selten nektarsteril.

Die Anatomie des Stengelquerschnittes trennt die zwei Sippen sowohl voneinander als von *Isopyrum-Aquilegia*. *Anemonopsis* und *Actaea-Cimicifuga* zeigen wohl die sklerenchymatische Zylinderscheide, aber ihre Gefäßbündelspuren sind zu 2—3 konzentrischen Kreisen geordnet.

Coptis und *Xanthorrhiza* haben die Gefäßbündel wohl in einem Kreis stehen, aber die sklerenchymatische Scheide kommt nicht zur Durchbildung. Sie fehlt *Xanthorrhiza* gänzlich und ist bei *Coptis* durch eine einzige Lage auffallend großer und weitlumiger, aber verholzter Zellen ersetzt. Dafür besitzt *Xanthorrhiza* einen kompakten Holzzylinder.

Die primitivste Form ist gewiß

Anemonopsis.

Hier ist sogar das Perianth noch unbestimmt begrenzt, und die Antheren stehen vielleicht noch 21-zeilig.

Hierher gehört nur eine Art, *A. macrophylla* S. et Z. aus Japan, eine Staude mit zusammengesetzten Blättern und großen rosa Blüten in armblütigen Trauben und 5—9 Blättern der Blütenhülle, welche abfallen. Sie bildet 2—4 herabgebogene Früchte.

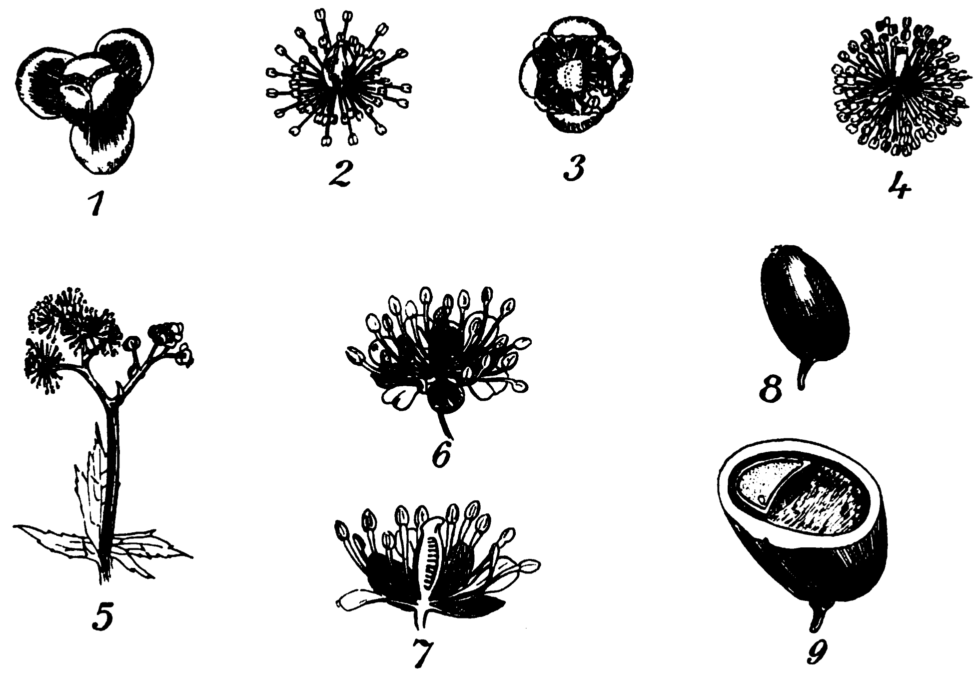


Fig. 373. Actaea (inkl. Cimicifuga), nach BAILLON. 1, 2 Actaea cimicifuga, Blüte mit und ohne Perianth. 3 Actaea brachypetala, Blüte. 4 Actaea racemosa, Ovar und Androeceum. 5—9 Actaea spicata L. 5 Infloreszenz. 6 Blüte. 7 Selbige halbiert. 8 Frucht. 9 Selbige querdurchschnitten.

Von

Cimicifuga und Actaea,

welche von PRANTL nur als 2 Untergattungen von *Actaea* betrachtet werden, ist die Blütenformel nach SCHRÖDINGER K 4, C 4—1, A ∞, G 6—1. Es gibt aber auch K 5, C 5-Varietäten.

Actaea hat nur 1 Fruchtknoten, *Cimicifuga* 1 oder mehrere.

Auch kommen bisweilen 3-gliedrige Varietäten vor. Durch die Beschränkung auf 1 Fruchtknoten bildet also *Actaea* wohl das Endglied der Reihe von *Anemonopsis-Actaea.*

Auch einzelne Formen von

Coptis

sind noch in ziemlich primitivem Zustande; so fand SCHRÖDINGER bei einer der *C. orientalis* nahestehenden Form (Herb. Wiener Hofmuseum sub nomine C. brachypetala sub No. 227044, Coll. REICHENBACH fil.) 13 sterile Honigblätter in einer Anordnung etwa wie bei *Helleborus.* Bei den meisten *Coptis*-Arten aber scheint Ausbildung von mehr Honig- als Perianthblättern nur selten vorzukommen und alternierende Isomerie der beiden Organkomplexe recht häufig zu sein; doch werden die Honigblätter oft nicht vollständig ausgebildet, die vorhandenen aber stehen in Alternanz. Sind die Honigblätter nicht vollständig ausgebildet, so werden sie zu nektarlosen Staminodien. Die Fruchtknoten sind gestielt und können Längsadern zeigen, diese können aber auch fehlen.



Fig. 374. Coptis trifolia SALISB. Blüte nach BAILLON.

Die Formel ist nach dem Gesagten K 5, C 5—1, A ± 13-zeilig, G 10—1, doch treten K 6, C 6-Varietäten auf, wie das bei *Ranunculaceen* nicht selten vorkommt.

Die *Coptis*-Arten haben weiße Blüten und sind Stauden mit gelbem, berberinhaltigem Rhizom und einzelnen oder traubigen Blüten von ziemlich bedeutender Größe.

Es gibt 8 Arten in Japan, dem Himalaya und dem pazifischen Nordamerika; deren *C. trifolia* (L.) SALISB. in Mooren des arktischen und subarktischen Gebietes, auch noch in Mittelrußland, Japan, im pazifischen und atlantischen Nordamerika vorkommt, wo sie als „Golden-thread" offizinell ist. Das Rhizom von *C. Teeta,* welche im Himalaya wächst, liefert die Droge „Mamira".

Die höchste Stufe in dieser Reihe hat

Xanthorrhiza

erreicht. Ihre Blüten stehen auf der *Aquilegia*-Stufe, im taktischen Aufbau sind sie von denen von *Aquilegia* nur durch die geringere Zahl der Staminalwirtel unterschieden. Die Blütenformel ist nach SCHRÖDINGER K 5, C 5, A 5, A 5, G 5 oder K 5, C 5, A 5, G 5.

Die 5 Blätter des Kelches sind braun, rasch abfallend, die 5 Honigblätter sind gestielt. Es ist ein kleiner Strauch mit gelbem Holz und ebensolcher Rinde, endständiger Rispe und kleinen polygamen

Blüten. Bloß eine Art: *X. apiifolia* in Wäldern des atlantischen Nordamerika.

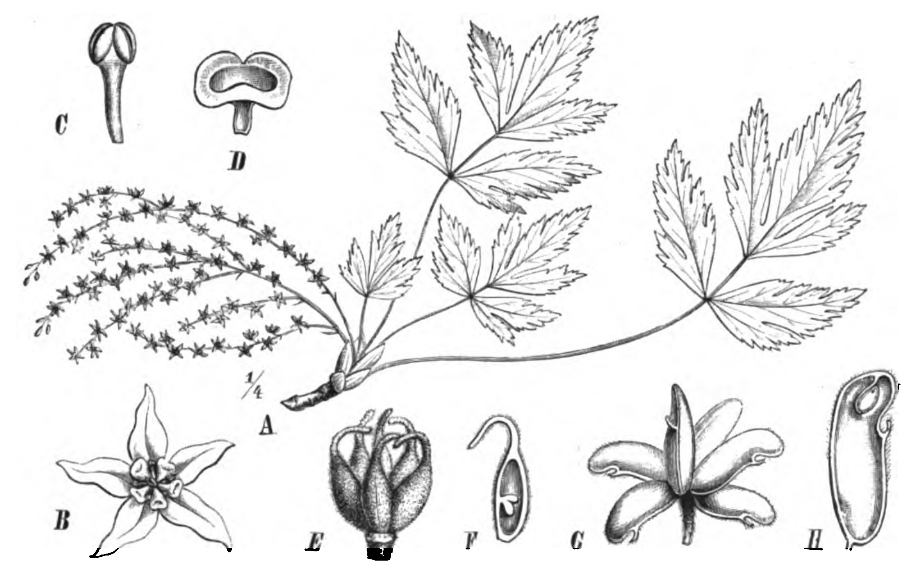


Fig. 375. Xanthorrhiza apiifolia L'HÉR., nach PRANTL. A Zweig mit Blütenstand. B Blüte. C Staubblatt. D Honigblatt (Corolla). E Gynoeceum. F Karpell im Längsschnitt. G Früchte. H Frucht im Längsschnitt.

Von den

Trollioideen

steht *Caltha* wohl auf der niedrigsten Stufe, indem ihr Honigblätter fehlen. Hier fehlt also ein wichtiges Kriterium. Ihr Laubblatt steht aber, wie SCHRÖDINGER betont, in Ausbildung und Entwicklungsgang von Spreite und Scheide dem von *Trollius* so nahe, dem der anderen primitiven *Helleboreen* so fern, daß wir *Caltha* unbedenklich in die Nähe von *Trollius* rücken dürfen.

Die Antheren stehen 21-zeilig. Die Zahl der Perianthblätter schwankt noch sehr (5—15), die Stamina sind zahlreich (80—150), die Karpelle 5—10. Es gibt etwa 16 Arten mit gelben oder weißen Blüten in zwei geographisch getrennten Gebieten.

I. *Eucaltha*, mit flachen Blättern und bald abfallendem Perianth. Etwa 10 Arten im nördlich extratropischem Florenreich in Europa, Amerika, Asien, wovon *C. alba* mit weißen Blüten im Himalaya. Hierher auch *C. palustris*.

II. *Psychrophila*, mit Blättern mit aufwärtsgeschlagenen basalen Lappen und länger bleibendem Perianth. 6—8 südlich extratropische Arten im andinen und antarktischen Südamerika, sowie in Neuseeland und Australien.

Caltha palustris ist wohl so allgemein bekannt, daß eine Abbildung überflüssig ist.

Trollius

hat Honigblätter, welche als Vorstufe des flächigen Honigblattes mit basaler Nektartasche betrachtet werden müssen. Das Laubblatt ist

palmat, steht dem von *Helleborus* aber fern und kehrt unverändert bei den *Delphiniinae* zurück; die Gattung muß demnach den Anfängen der *Delphiniinae* nahe stehen und kommt so auch in die Nähe der Vorfahren von *Nigella.* Die Honigblätter bilden noch geradezu Bestandteile des Androeceums. Ihr Verhalten ist noch sehr primitiv, indem bei *Trollius* selten oder nie die Anfangsglieder aller Zeilen in Honigblätter umgebildet sind und eine Regel, wie viele und welche Glieder transformiert werden, nicht zu erkennen ist. Ueber das Staminalsystem der Primitiven, wozu *Trollius, Caltha* und *Helleborus* (ähnlich auch *Callianthemum*) gehören; sagt SCHRÖDINGER:

„Man ist geneigt anzunehmen, daß bei den *Ranunculaceen* sehr verschiedenartige spiralige Anordnungen primär seien. Das bewahrheitet sich bei den primitiven *Helleboreen* nicht. Die Andröceen aller dieser Blüten zeigen den gleichen Typus, dem freilich eine gewisse Variationsbreite zu eigen ist. Sie wird aber sofort verständlich, wenn wir beachten, daß es sich überall um sehr dichte Stellungen handelt, wo eine große Zahl schmaler Organe auf gegebenem Areal unter möglichster Ausnützung des Raumes untergebracht wird. Schon leichte Aenderungen im Größenverhältnisse zwischen Torusumfang und Einzelorgan müssen eine entsprechende Aenderung der räumlichen Disposition mit sich bringen. Von diesem Größenverhältnisse allein hängt es ab, wieviel Organe an der Peripherie angelegt werden, bis der Umkreis besetzt ist und der Aufbau der Zeilen beginnt."



Fig. 376. Trollius europaeus, nach Flora danica, I, Tab. CXXXIII. 1 Habitus. 2 Blüte. 3 Androeceum. 4 Karpell. 5 Same. 6, 7 Honigblätter.

„In all diesen Andröceen füllen 8 Stamina den Umkreis noch nicht, und die Lücken zwischen ihnen sind ungleich groß. Nach den 5 ältesten bleiben größere, nach den 3 späteren kleinere Lücken. In den 5 größeren können fast ausnahmslos die nächst entstehenden 5 Staminalglieder (9—13) ganz oder doch nahezu an den Rand treten, so daß sich unter allen Umständen mindestens 13 Staubzeilen aufbauen. Zumeist

sind aber damit die 5 größeren Lücken noch nicht gefüllt, und in die 3 kleineren ist überhaupt noch nichts eingetreten. Das Größenverhältnis zwischen Einzelglied und Torus entscheidet darüber, wie groß die jetzt noch bleibenden Lücken ausfallen, und wie weit die nächsten 8 Staminalglieder (14—21) durch sie an den Rand treten können, ob es also bei den 13 Zeilen bleibt oder ob 21 zustande kommen. Bei *Trollius* und *Caltha* scheinen 21er Stellungen vorzuherrschen."

Die *Trollien* haben meistens gelbe, selten weiße Blumen; es sind etwa 12 Arten im arktischen, subarktischen, mitteleuropäischen Gebiet, in Zentral- und Ostasien, im pazifischen und atlantischen Nordamerika bekannt.

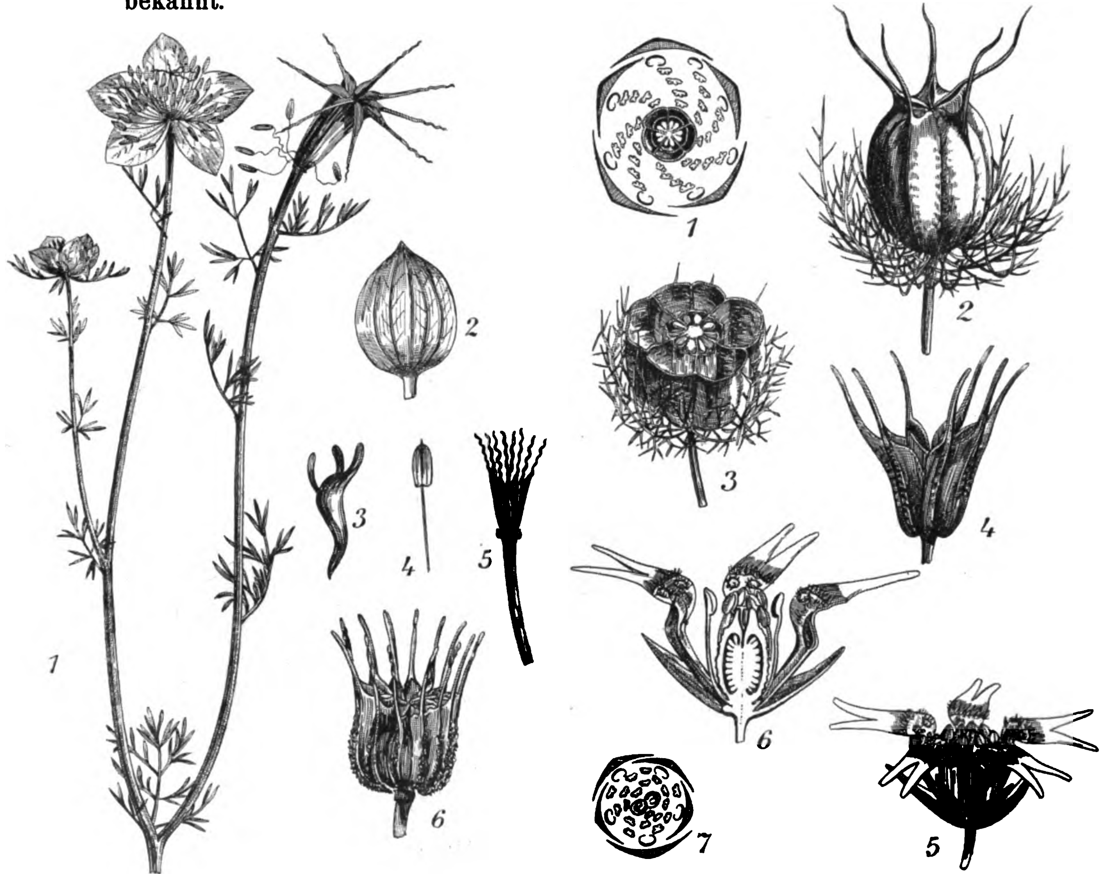


Fig. 377, 1—6. Fig. 378, 1—7.

Fig. 377. Nigella hispanica, nach BAILLON, Hist. d. Pl., Vol. 1, p. 11. 1 Habitus. 2 Perianthblatt. 3 Honigblatt. 4 Stamen. 5 Gynoeceum. 6 Frucht.

Fig. 378. Nigella, nach BAILLON. 1—3 N. damascena. 1 Blütendiagramm. 2 Frucht. 3 Selbige halbiert. 4 Frucht von N. orientalis. 5—7 N. Garidella. 5 Blüte. 6 Selbige halbiert. 7 Blütendiagramm.

Nigella.

Eunigella weicht von allen anderen aktinomorphen *Ranunculaceen*-Gattungen dadurch ab, daß alle Formationen der Blüten einander superponiert sind, und daß auf einen 5-zähligen Kelch eine 8-zählige Krone,

und ein 8-zeiliges Androeceum folgt; das Gynoeceum ist mehr oder weniger synkarp und oft ziemlich unbestimmt begrenzt (12—5).

Bei der Sektion *Nigellastrum* ist das Androeceum noch viel weniger fixiert, es ist noch 13-zeilig, auch in der Krone kommen noch Schwankungen vor (8—5), und die Sektion *Garidella* weicht mit ihrer Formel K 5, C 5, A 5-zeilig, G (3)—(2), so sehr ab, daß sie, wie oben geschehen, weit besser als eigene Gattung wiederhergestellt wird.

Zu der Sektion *Eunigella* gehört z. B. *N. damascena*, die Jungfer im Grünen, aus dem Mittelmeergebiet.

Die *Nigellinae* sind nun wohl, wie wir bald sehen werden, als die Ahnen der zygomorphen Gattungen zu betrachten, und wir fangen deswegen die Besprechung der letzteren mit den *Delphiniinae* an.

Der Bau der Blüte der

Delphiniinae

mag kurz nach Schrödinger an *Delphinium* besprochen werden. Androeceum und Gynoeceum sind spiralig gebaut und zeigen keinerlei Symmetrieverhältnisse. Die Zygomorphie beruht nur auf der eigentümlichen Ausbildung von Kelch und Krone. Der Kelch stellt dem Grundplan nach einen quincuncialen Quirl vor, in der bei Dikotylen häufigsten Stellung, mit dem zweiten Sepalum median-hinten. Eben dieses ist hier spornig ausgesackt.

Viel eigenartiger ist der Bau der Krone. Deutlich ausgebildete Blumenblätter stehen nur in der oberen Hälfte der Blüte, Payer und Hofmeister haben aber nachgewiesen, daß die Krone der Anlage nach aus 8 Blättern besteht. Die 8 Kronprimordien sind den 5 Sepalen zum Teil einzeln, zum Teil in Paaren superponiert. Die Paare stehen vor den 3 älteren Sepalen, die einzelnen vor den 2 jüngeren. Von diesen 8 Anlagen bleiben die 4 in der unteren Blütenhälfte entweder ganz latent, oder sie entwickeln sich nur zu schmalen, kaum filamentlangen, funktionslosen Blättchen. So schön und vollständig wie bei *D. anthrisci-folium* findet man sie selten (Fig. 379c, e).

Die 4 Kronblätter der oberen Blütenhälfte sind stets funktionsfähig ausgebildet, aber von zweierlei Gestalt. Je zwei zur Medianachse symmetrisch stehende bilden ein gleichartig entwickeltes Paar. Die beiden median hinten vor S_2 stehenden, sind knapp über der Basis in einen Honigsporn ausgezogen. Ihre Spreiten sind kräftig entwickelt und ragen aus dem Kelchsporn hervor; die Sporne hingegen sind gemeinsam in den Kelchsporn versenkt. Die beiden lateral hinteren Kronblätter sezernieren nicht, sind ungespornt und haben die Gestalt genagelter Blumenblätter.

Es gelang nun Schrödinger den Nachweis zu erbringen, daß die lateralen Kronblätter den Spornpetalen vollkommen homolog sind. Sie sind nicht einfach Staminodien, wie man sie bis jetzt gerne nennt, sondern nektarsteril gewordene Honigblätter. Ein gleiches dürfen wir auch von den rudimentären Blättchen der unteren Blütenhülle annehmen, die ja bei guter Ausbildung deutliche Aehnlichkeiten mit den seitlichen Kronblättern zeigen (Fig. 379).

Das Ergebnis von Schrödingers Studien wäre demnach: Die *Delphinia* besaßen früher eine Krone aus 8 gleichgestalteten Blättern,

die an der Basis ihrer flächenförmigen Spreite eine Honigtasche trugen. Aus diesem Zustand wurden sie dadurch zygomorph, daß die beiden median hinten stehenden Honigblätter ihre Nektartaschen spornig vertieften und in dem gleichfalls ausgehöhlten unpaaren Kelchblatt verbargen. Die übrigen Honigblätter stellten die Honigproduktion ein. Nachdem auf diese Weise der Honigapparat im Blütenhintergrund lokalisiert war, wurden die im vorderen Teil der Blüte stehenden 4 Kronblätter rudimentär, die 2 seitlichen der oberen Blütenhälfte, die dem Honigapparat unmittelbar benachbart waren, blieben erhalten und in verschiedener Weise mit in den Insekten-lockenden Dienst einbezogen.

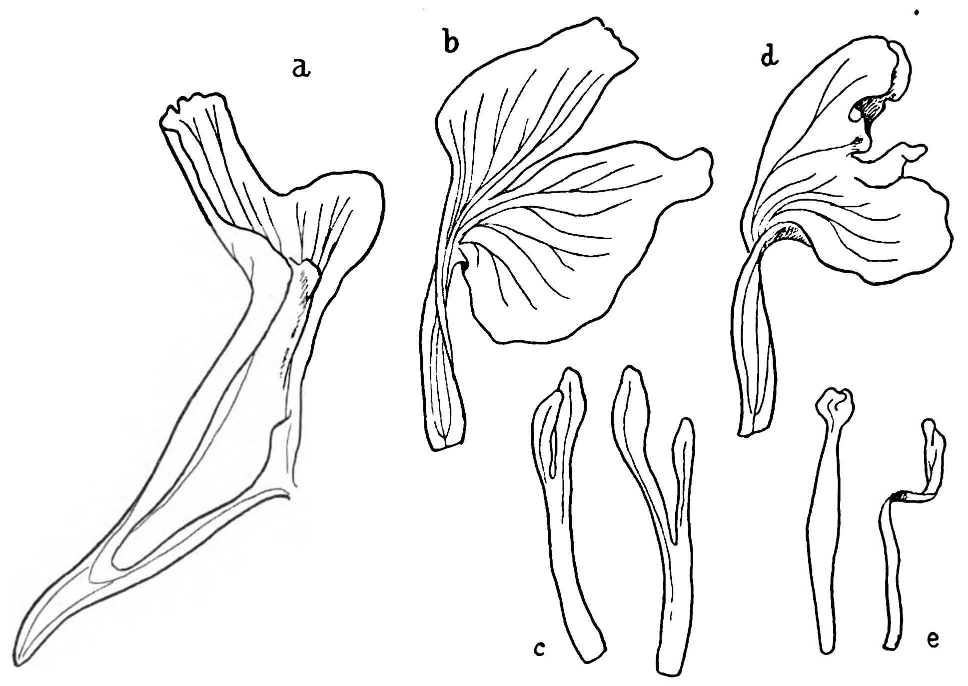


Fig. 379. Delphinium anthriscifolium HANCE. Analyse der Korolle (+ 6). a Rechtes Spornpetal. b, d Rechtes und linkes Seitenpetal. c, e Reduzierte Kronblättchen in der unteren Blütenhälfte.

Es gelang nun SCHRÖDINGER, die ganze Gruppe der zygomorphen Gattungen auf den gleichen Grundplan zurückzuführen. Die Gesetzmäßigkeit dieses gemeinsamen Grundplans ist folgendermaßen: Alle Formationen sind superponiert. Auf einen 5-zähligen Kelch folgt eine 8-zählige Krone und ein 8-zeiliges Androeceum. Dieser Grundplan findet sich unter allen *Ranunculaceen* nur bei *Nigella*, Sektion *Eunigella*, und damit ist der Anschluß an die aktinomorphen Formen erreicht.

Die zygomorphen Gattungen lassen sich in folgender Weise in 2 Gruppen zerlegen:

Aconitum und *Delphinium*. Kronanlage dialypetal, die beiden median-hinten stehenden Spornpetala zeigen deutlich 2 Spreiten und

2 Sporne. Androeceum homodrom (in derselben Richtung wie die Blattspirale), 8-zeilig, 3—5 Stamina pro Zeile, Karpelle in der Regel 3.

Consolida. Kronanlage partiell sympetal (d. h. je zwei ein Paar bildende Primordien sind kongenital miteinander verwachsen, so daß nur 5 voneinander getrennte, episepale Primordien entstehen), die beiden Spornpetale vollständig in ein Blatt mit nur einer Spreite und einem Sporn verwachsen. Androeceum antidrom, 5-zeilig, 3 (selten 5) Stamina pro Zeile.



Fig. 380. Aconitum Napellus, nach BAILLON. 1 Habitus. 2 Blüte. 3 Selbige nach Entfernung des Kelches, die langgestielten Spornpetala zeigend. 4 Längsschnitt der Blüte. 5 Aufspringende Frucht. 6 Blüte mit abgehobenen Kelchblättern. 7 Blütendiagramm. 8 Blüte von Aconitum Lycoctonum.

Aconitum

ist weiter charakterisiert durch die stets vollkommen freien beiden Spornpetala, welche viel kleiner als das gespornte Kelchblatt und in

dieses an langen, schlanken Stielen ganz versenkt sind. Die übrigen Kronblätter fehlend oder reduziert. Es gibt ungefähr 60 Arten in Europa, Asien und Nordamerika.

Delphinium.

Die beiden Spornpetala meist vollkommen frei und sitzend, Sporne in dem Kelchsporn versenkt, Spreiten exsert; die beiden seitlichen

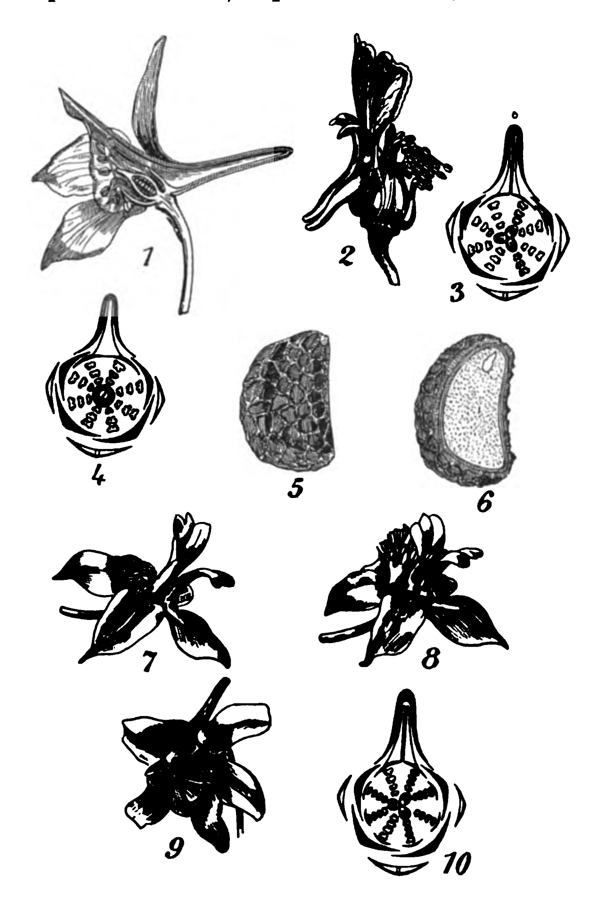


Fig. 381. Delphinium, nach BAILLON. 1—8 D. staphisagria. 1 Längsschnitt der Blüte. 2 Blüte nach Entfernung des Kelches. 3, 4 Diagramme. 5 Same. 6 Selbiger halbiert. 7 Blüte mit 4 Petala. 8 Blüte mit 8 Petala. 9, 10 D. peregrinum. 9 Blüte. 10 Diagramm.

Kronblätter (vor S_4, S_5) zu genagelten, nektarsterilen, ungespornten Blättern ausgebildet. Die übrigen 4 Kronblätter fehlend oder reduziert. Selten die 4 oberen Kronblätter an der Basis mit ihren Rändern leicht zusammenhängend und dann die Spornpetala oft kurzgestielt (Sektion *Staphisagria*).

Zu der Sektion *Staphisagria* gehören 2 Arten aus dem Mittelmeergebiet, zu der Sektion *Delphinastrum* mehrere Arten aus Europa, Nordafrika, Asien und Nordamerika, zu der Sektion *Delphinellum* etwa 12 Arten aus dem Mittelmeergebiet und 3 aus China.



Fig. 382. Die 3 Sektionen von Delphinium. a Sektion Staphisagria DC. (D. Staphisagria) (× 3½). b Sektion Delphinastrum DC. (D. uncinnatum Hook. et Th. (× 5). c Sektion Delphinellum DC. (D. peregrinum L. (× 3½). Bei a und b je ein Spornpetal und das anliegende Seitenpetal sichtbar, bei c beide Spornpetala und beide Seitenpetala, das rechte (c') aber abgetrennt.

Consolida.

Das einzige Spornpetal sitzend (zuweilen oberhalb der Honigtasche genagelt, dann aber Nagel meist geflügelt), nur der Sporn im Kelchsporn verborgen. Spreite exsert (bei genageltem Blatt oft nur mit der Spitze). Alle übrigen Kronblätter meist fehlend, seltener reduziert, nur ausnahmsweise nach Art der Spornblätter ausgebildet.

Hierher gehören zahlreiche Arten, meist im Mittelmeergebiet, aber als Ackerunkräuter und als Zierpflanzen verbreitet.

Die Gattung *Consolida* wird meistens nicht von *Delphinium* getrennt, man spricht dann von *Delphinium Consolida.*



Fig. 383. Consolida arvensis, nach Flora Batava, 9, Tab. 677. 1 Habitus. 2 Blüte. 3 Blüte nach Entfernung des Spornpetals. 4, 5 Spornpetala. 6 Same. 7 Aufgesprungenes Karpell.

Von den *Ranunculaceen* bleiben nun noch die

Anemoneae

zu besprechen. Sie harren noch einer eingehenden Studie, wie sie von SCHRÖDINGER bei den *Helleboreae* angestellt wurde. Ohne ein solches Studium läßt sich über ihren Anschluß und über ihre Verwandtschaft unter sich recht wenig sagen, denn anscheinend sehr primitive Formen können in der Tat stark abgeleitet sein; das zeigt am besten die Studie von SCHRÖDINGER an *Consolida.* Deren Blüte erscheint, wenn man die heute verschiedenen Organe betrachtet, ungemein einheitlich und einfach gebaut. Alle Organe stehen nach $^2/_5$. Die nähere Untersuchung aber lehrte, daß diese Einfachheit auf einem langen und komplizierten Wege zustande gekommen ist. Es wäre ein schwerer Irrtum, sie für primitiv zu halten.

Statt pentamer stellte sich die Korolle als oktomer heraus, nur daß bei ihr je zwei vor dem älteren Sepalum entstehende Kronprimordien kongenital zu einem einzigen verwachsen sind. Statt alternisepal, wie EICHLER annahm, wies zunächst PAYER, später auch GOEBEL nach, daß die Korolle episepal entstand. Daraus ersehen wir, daß wir uns sehr hüten müssen, bei den *Ranunculaceen* einfache und einheitliche Organisation für primitiv zu halten, und so könnten auch die *Anemoneae* mit ihrem scheinbar primitiven Blumenbau wohl noch Ueberraschungen liefern.

Zu den *Anemoneae* gehören *Anemone*, *Clematis*, *Myosurus*, *Oxygraphis*, *Trautvetteria*, *Ranunculus*, *Hamadryas* (?), *Thalictrum* und *Adonis*.

Die hervorgehobenen Gattungen wollen wir kurz besprechen, ohne zu versuchen, Beziehungen zu finden.

Anemone.

Die Zahl der Blätter der Blütenhülle ist unbestimmt, nämlich 5—6 oder mehr, sie bildet ein einfaches, kronblattartiges Perianth, dem Kelch der *Helleboreae* vergleichbar.

Der scheinbare Kelch von *Anemone* ist ein meist aus drei quirlförmig zusammen schließenden Blättern gebildetes Involucrum.

Dieses Involucrum ist bei *Anemone nemorosa*, *ranunculoides* etc. völlig laubartig; bei *A. Hepatica* sitzt es dicht unter dem Perianth und ist einem Kelche sehr ähnlich, bei der Sektion *Pulsatilla* hält es die Mitte zwischen Laub- und Kelchblättern und sitzt in einiger Entfernung vom Perianth (vergl. I., Fig. 384, 2—4).



Fig. 384. Anemone. I. Involucrum. 1—2 Anemone nemorosa, nach BAILLON. 1 Halbierte Blüte. 2 Habitus der Pflanze. 3, 4 Anemone Pulsatilla. 3 Fruchtstand, nach BAILLON. 4 Habitus der Pflanze.

Die Zahl der Staubblätter und Fruchtknoten ist groß. Die Früchte sind Nüsse, deren Griffel bei *Pulsatilla* zur Zeit der Fruchtreife federförmig auswachsen.

Es gehören hierher etwa 90 Arten, meistens Stauden, selten niedrige Sträucher. Die meisten sind einachsig mit endständiger Blüte, so daß das Rhizom nach dem ersten Blühen sympodial wird. *A. Hepatica* aber hat eine unbegrenzte Hauptachse mit seitenständigen Blüten.

Sie kommen in allen Weltteilen vor.

Mit *Anemone* bringt WARMING

Thalictrum

zu der Gruppe der *Anemoninae* [1]), welche er charakterisiert durch den Besitz von Nüssen und ein einfaches Perianth.

Der Gattung fehlt das Involucrum, sie hat ein kleines, 4—5-blättriges, grünliches Perianth.



Fig. 385. 1 Clematis vitalba, nach Flora Batava, Vol. 12, pl. 927. 2—4 Clematis montana, nach BAILLON. 2 Blüte im Längsschnitt. 3 Blüte. 4 Diagramm. 5 Karpell von Clematis foetida, nach BAILLON. 6 Frucht von Clematis viticella, nach BAILLON. 7, 9 Atragene alpina, nach BAILLON. 7 Blüte. 9 Selbige halbiert. 8 Frucht von Clematis vitalba, nach BAILLON.

Die

Clematidinae

weichen von allen anderen Gruppen der *Anemoneae* durch gewöhnliche faltig-klappige Aestivation des Kelches und gegenständige Blätter ab. Es sind 4 bis mehrere kronblattartige Kelchblätter vorhanden, nur die

1) Bei WARMING Anemoneae, ein Ausdruck, welchen wir nicht verwenden können, da wir sie zur ersten Einteilung der Familie gebraucht haben.

Untergattung *Atragene* hat lineale Korollenblätter, den andern fehlt die Korolle. Die Frucht ist eine Nuß, oft wie bei *Pulsatilla* mit auswachsendem federförmigen Griffel. Die meisten Arten sind Sräucher, welche mit ihren reizbaren schlingenden Blattstielen klettern.

Hierher gehört *Clematis* mit 170 Arten in fast allen Gebieten.

Bei den

Ranunculinae

haben wir ebenfalls Pflanzen mit Nüssen, bei denen aber schon Krone und Kelch differenziert sind, *Myosurus* ist also mit seinem verlängerten Blütenboden nicht so primitiv wie er aussieht.



Fig. 386, 1—4. Fig. 387, 1—8.

Fig. 386. Batrachium hederaceum, nach Oudemans. 1 Habitus. 2 Blüte von unten gesehen. 3 Kronenblatt. 4 Nüßchen.

Fig. 387. Myosurus minimus. 1 nach Warming, die übrigen nach Baillon. 1 Habitus. 2 Verlängerter Blütenboden mit Karpellen. 3 Unterer Teil eines reifen Fruchtstandes. 4 Karpell. 5 Blüte. 6 Solche halbiert. 7 Nektarium. 8 Karpell im Längsschnitt.

Myosurus und *Adonis* haben hängende Ovula wie die *Anemoninae*. *Ranunculus*, *Batrachium* und *Ficaria*, welche man als Gattungen oder als Untergattungen von *Ranunculus* betrachten kann, haben aufrechte

Ovula. Meist sind 5 grüne Kelchblätter, 5 gefärbte Kronenblätter und viele Antheren und Karpelle in spiraliger Stellung vorhanden. Die Kronenblätter sind flach, mit einer Honiggrube am Grunde, nur bei *Myosurus* sind die 5 Kronenblätter noch sehr nektarienartig, mehr oder weniger röhrig.

Bei *Batrachium* sind die dimorphen Blätter, Wasser- und Schwimmblätter vieler Arten interessant. *Ficaria* hat K 3, C 7—8 in $^2/_5$—$^3/_8$-Stellung.

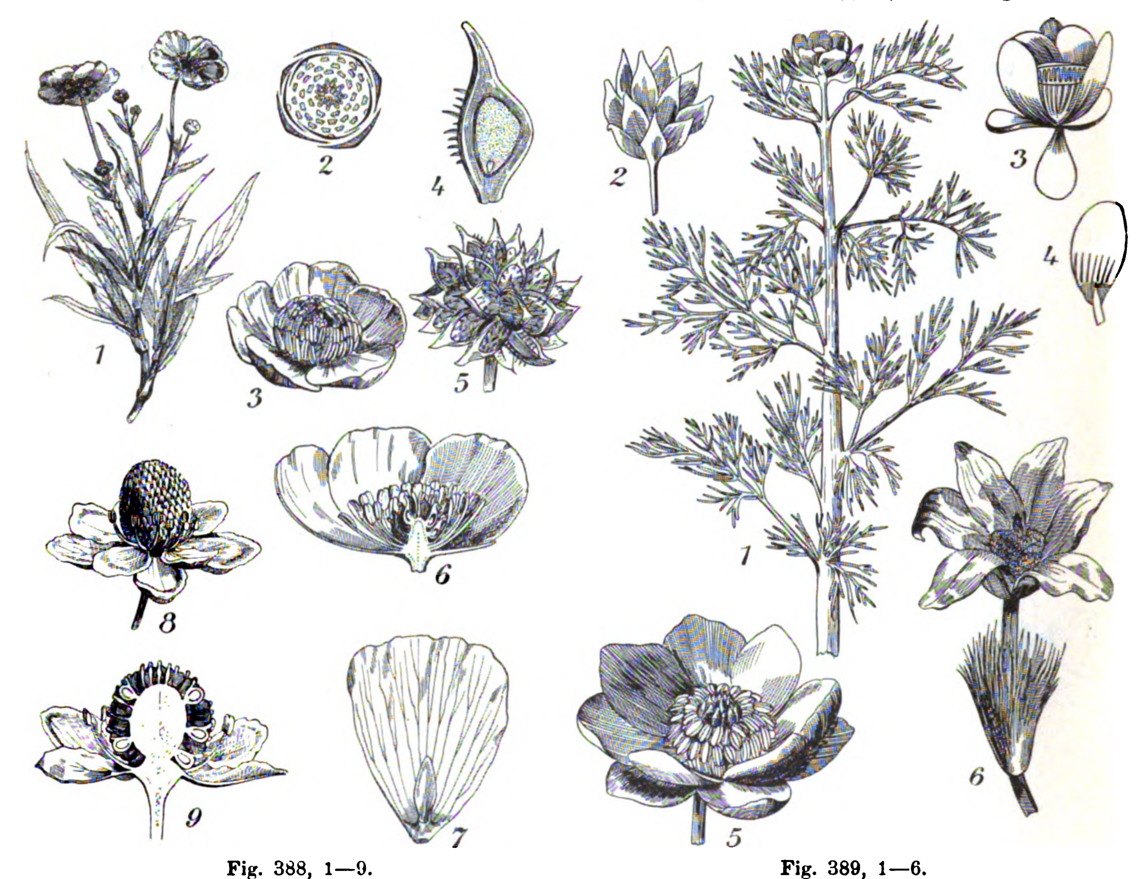


Fig. 388, 1—9. Fig. 389, 1—6.

Fig. 388. Ranunculus, nach BAILLON. 1—7 Ranunculus Lingua L. 8—9 Ranunculus sceleratus L. 1 Habitus. 2 Blütendiagramm. 3 Blüte. 4 Halbierte Nuß mit Same. 5 Frucht. 6 Blüte im Längsschnitt. 7 Kronenblatt mit Nektarium. 8 Blüte. 9 Selbige halbiert.

Fig. 389. Adonis. 1—4 Adonis autumnalis, nach Flora Batava. 1 Blühender Sproß. 2 Frucht. 3 Blüte. 4 Perianthblatt. 5 Blüte nach BAILLON. 6 Blüte von Adonis vernalis, nach BAILLON.

Myosurus hat an jedem der 5 Kelchblätter einen kleinen Sporn, 5 nektarienartige Kronenblätter, bisweilen nur 5 Stamina und viele spiralig gestellte Früchte an der in reifem Zustande stark verlängerten Blütenachse. Bei *Adonis* fehlen der Krone die Honiggruben; die Formel ist: K 5, C 8—16, und viele Antheren und Griffel; die Antheren nach SCHRÖDINGER 21-zeilig, bei *Ranunculus* 13-zeilig, so auch bei *Anemone*.

Die Figuren 386—389 machen die Sache wohl genügend deutlich. *Ranunculus* kommt in allen Gebieten vor, ist aber vorwiegend nördlich extratropisch, die Gattung zählt etwa 250 Arten (inkl. *Ficaria* und *Batrachium*). *Myosurus* ist in 5 Arten über Europa, Nordafrika, Kleinasien, Nordamerika und Australien verbreitet, davon *A. minimus* als Ackerunkraut in allen diesen Gebieten und *Adonis* mit 20 Arten in Europa und Asien.

Wenn wir nun auf die *Ranunculaceen* noch einmal einen Rückblick werfen, so fällt uns zumal auf, daß sich durch Verwachsung der Keimblätter Neigung zu Monokotylie zeigt, ebenso bei manchen Arten in der Anordnung der Gefäßbündel des Stengels, sowie auch in der öfters auftretenden Gliederung des Perianths in 2 Kreise zu je 3 Gliedern, wie das für viele Monokotylen typisch ist.

Diese Gliederung kann aber sehr leicht zustande kommen. Da die Perianthglieder bei den niedrigeren Formen nicht bestimmt sind und da die Laubblätter vielfach die $^2/_5$-Stellung haben, ist es, wie SCHRÖDINGER sagt, nur begreiflich, daß sich bei den meisten Formen der *Helleboreen* $^2/_5$-Perianthe ausgebildet haben. Der Mangel einer definitiven Ordnung in den unbegrenzten Perianthen macht aber das gelegentliche Auftreten anderer Zahlenvarietäten ebenso verständlich; das gilt besonders für die hexamere Form, da ja das 6. Blatt fast immer mit dem 1. und 3. halb und halb in Alternation steht, so daß bei der Reduktion auf 6 Blätter zwei trimere alternierende Wirtel fast schon gegeben sind.

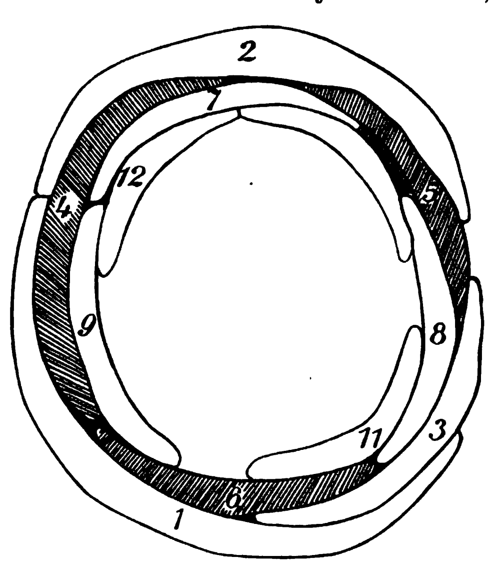


Fig. 390. Ranunculaceae. Diagramm des Perianthes von Trollius europaeus, die Leichtigkeit der Entstehung 2 alternierender trimerer Wirtel aus einer $^2/_5$-Stellung demonstrierend, nach SCHRÖDINGER.

So hat z. B. die niedrige *Helleboree Eranthis* sehr oft die Formel: Blh (3 + 3) Stamina 12 (6 vor den Perianthlücken, 6 vor den Perianthblättern); G 3—10 und mehr.

Daraus folgt auch, daß wir hier leicht die

Berberidaceae

mit ihren oft 3-gliedrigen Quirlen anschließen können. Auch der Umstand, daß die Quirle bei den *Berberidaceae* oft 2-gliedrig sind, steht ihrer Ableitung von *Ranunculaceae* nicht entgegen, kommen doch tetramere Quirle, wie wir sahen, bei der *Actaea-Cimicifuga*-Reihe vor.

Zu den *Berberidaceae* stellt HALLIER als zweite Gruppe (als erste nimmt er die *Lardizabaleae* an) die

Paeonieae,

zu welcher er nur *Paeonia* bringt. Die Gattung wird von WETTSTEIN zu den *Ranunculaceen* und zwar zu den *Helleboreae* gerechnet, von

Schrödinger aber bei seiner Behandlung der *Helleboreae* nicht erwähnt. Sie stimmt mit ihren 5 Kelchblättern (bleibend), 5—8 großen, roten oder weißen, selten gelben Kronenblättern, vielen Staubblättern, welche jedoch an der Basis verwachsen sind, und mehreren Karpellen gewiß mit vielen *Ranunculaceae* überein, hat aber mit den *Berberidaceae* das über das innere hervorragende äußere Integument und die nach außen abgeflachten Holzteile gemein. Die Stellung scheint mir zunächst zweifelhaft.

Dann folgen bei Hallier die

Berberidopsideae

mit der einzigen Gattung *Berberidopsis*, welche meistens zu den *Flacourtiaceen* gestellt wird, von den *Berberidaceen* aber in der Tat nur dadurch abweicht, daß sie 3 Karpelle besitzt, welche zu einem einfächerigen Fruchtknoten mit vielarmigen Placenten verwachsen sind. Letzteres kommt auch bei *Berberidaceen* vor, so daß die Auffassung Halliers, *Berberidopsis* sei eine synkarpe *Berberidacee*, sich ganz gut verteidigen läßt; andererseits aber muß zugegeben werden, daß sie auch mit den *Flacourtiaceae* manches gemein hat.



Fig. 391. Berberidopsis corallina, Hook fil., nach Bot. Magazin, t. 5343. 1 Habitus. 2 Blatt. 3, 4 Blüten. 5 Blüte nach Entfernung des Perianths. 6 Gynoeceum. 7 Stamen.

Sehen wir aber von diesen zweifelhaft hierher gehörigen Gattungen ab, dann können wir die *Berberidaceae* mit Wettstein in folgender Weise charakterisieren: Pflanzen von sehr verschiedenem Habitus, einerseits Holzgewächse, andererseits Stauden, mit einfachen oder zusammengesetzten Blättern, mit einzeln oder in cymösen (oft traubenähnlichen) Infloreszenzen stehenden Blüten. Blüten hermaphrodit, mit zyklischer Anordnung der Teile. Die Blütenhülle besteht aus zwei Kategorien von Blättern, die äußeren entsprechen der Blütenhülle der *Helleboreae*, z. B. mit einfachem Perianth, die inneren, welche häufig Nektarien tragen, scheinen aus Staubblättern hervorgegangen zu sein.

Beide Kategorien stehen in 2- bis 3-zähligen Wirteln. Ebenso die Staubblätter, von denen 4 oder 6, seltener mehr vorhanden sind.

Die Antheren öffnen sich mit Klappen oder Rissen. Fruchtknoten oberständig, 1-fächerig, mit 1 bis vielen, grundständigen oder an der Bauchnaht stehenden Samenanlagen. Frucht kapselartig, Schließfrüchte oder Beeren. Samen mit Endosperm.

Die hierher gehörigen Gattungen sind recht verschieden, was übrigens nur den verschiedenen verwandtschaftlichen Beziehungen der Familie entspricht; nicht nur daß sie Verwandtschaft mit den unteren *Ranales* und mit den *Menispermaceae* und *Lardizabalaceae* zeigen, auch zu den *Rhoeadinen* bestehen Beziehungen, schon der Name *Glaucidium* für eines der Genera deutet auf Verwandtschaft mit der *Papaveraceen*-Gattung *Glaucium*.

Die Familie läßt sich in die Unterfamilie der *Podophylloideae* und der *Berberedioideae* zerlegen. Erstere haben keine Nektarien und nie gefiederte Blätter, bei letzteren sind die inneren Perianthblätter Nektarien, und die Blätter sind fiedrig oder einfach.

Zu den

Podophylloideen

gehören *Podophyllum*, *Glaucidium*, *Hydrastis*, *Jeffersonia*, *Diphylleia* und *Achlys*.

Podophyllum, *Glaucidium*, *Hydrastis* und *Diphylleia* haben im Stengel zerstreute Gefäßbündel.

Als Beispiele mögen *Glaucidium*, *Hydrastis* und *Podophyllum* besprochen werden.



Fig. 392. Glaucidium palmatum, nach SIEBOLD et ZUCCARINI. 1 Habitus. 2 Blüte. 3 Perianthblatt. 4—6 Stamina. 7—9 Fruchtknoten.

Glaucidium

ist eine monotypische Gattung, ihr gehört nur *Glaucidium palmatum* aus Japan an, ein niedriges Kraut mit wenigen palmaten Blättern und einer einzigen sehr großen, terminalen, zart rosa Blütenhülle aus 4 petaloiden Perianthblättern bestehend. Eine Korolle fehlt.

Die Stamina sind zahlreich, die Karpelle meistens 2 (1—3). Sie steht durch ihre zahlreichen Staubblätter den *Ranunculaceae* noch nahe.

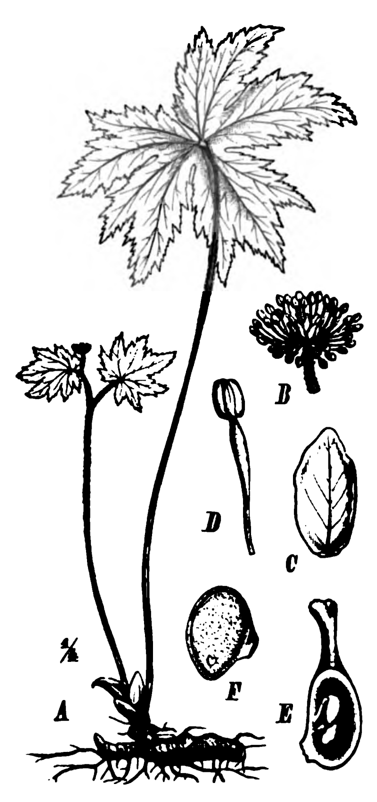


Fig. 393.

So auch die mit ihr verwandte

Hydrastis,

bei der das Perianth rasch abfällt, die Fruchtknoten zahlreich sind, der Besitz von Berberidin aber auf Hierhergehörigkeit hinweist.

Es gehören hierher nur 2 Arten, *H. jezoensis* S. et Z. aus Japan und die bekanntere

Hydrastis canadensis (Fig. 393)

aus den Wäldern des subarktischen und atlantischen Nordamerika, deren bitteres Rhizom offizinell ist. In den Karpellen zwei Ovula. Es ist ein Kraut, das meistens nur 2 Blätter zugleich entfaltet.

Podophyllum (Fig. 394)

ist charakterisiert durch den Umstand, daß die Blätter der Blütenhülle in 4 dreigliedrigen Quirlen stehen. Die inneren sind groß, korollenartig. Die meisten Arten haben 6 Stamina, *Podophyllum peltatum* aber mehrere, auch die Zahl der inneren Perianthblätter ist bei dieser Art vermehrt. Die Samen sind zahlreicher und stehen auf

Fig. 393. Hydrastis canadensis L., nach Prantl und Asa Gray. A Ganze Pflanze. B Blüte. C Blütenblatt. D Stamen. E Karpell im Längsschnitt. F Same im Längsschnitt.

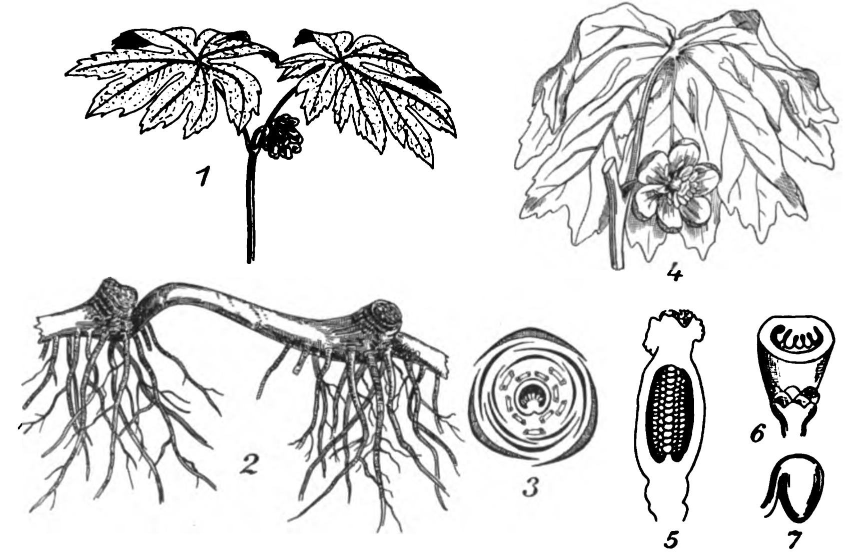


Fig. 394. Podophyllum peltatum L., 1—3 nach Baillon, 4—7 nach Asa Gray. 1 Blühender Sproß. 2 Rhizom. 3 Blütendiagramm. 4 Blühender Sproß nach Wegnahme eines Blattes. 5 Längsschnitt durch den Fruchtknoten. 6 Querschnitt durch denselben. 7 Ovulum.

einer sehr starken Placenta. Die Blätter sind palmat, schildförmig, selten 3-zählig, die meistens weißen Blüten stehen einzeln, nur 2 Arten aus Südchina und Formosa haben purpurne Blüten in Trugdolden.

Im Freien ist mir nur *Podophyllum peltatum* bekannt, das in den Wäldern in der Nähe von Baltimore stellenweise in großen Mengen wächst und interessant ist durch den Umstand, daß die großen weißen Blüten unter dem Laube ganz versteckt sind.



Fig. 395. Nandina domestica Thunb., nach Lamarck.

Von den übrigen Gattungen ist *Jeffersonia* interessant durch ihr in 3-, meistens 4-gliedrigen Quirlen stehendes Perianth, 8 Staubblätter, und *Achlys* durch das Fehlen des Perianths.

Zu den

Berberidoideen

gehören 4 Genera, welche sich nach Prantl in folgender Weise unterscheiden lassen:

A. Antheren mit Längsspalten, Beere, Strauch . . *Nandina.*
B. Antheren mit Klappen.
  a) Ovula zahlreich an der Bauchnaht, 2-klappige kapselfreie Staude . . . . *Epimedium.*

b) Ovula wenige oder einzeln grundständig
I. Stauden. Frucht trocken . . . . . . *Leontice.*
II. Sträucher. Beere . . . . *Berberis.*

Das Aufspringen der Staubbeutel mit Längsspalten ist nicht auf die *Berberidoideen* beschränkt; es kommt bei den *Podophylloideen* ebenfalls vor, z. B. bei *Podophyllum.*

Von den *Berberidoideen*-Gattungen ist

Nandina

wegen der zahlreichen 3-gliedrigen Quirle ihres Perianths interessant, diese Perianthblätter werden nach innen zu allmählich größer und kronenartig, weiß, dann folgen 3 oder 6 Honigblätter. Die Karpelle sind wie bei *Berberis* biovulat.

Hierher nur *Nandina domestica* THUNB. aus Japan, ein Strauch mit mehrfach gefiederten Blättern und endständigen zusammengesetzten Trauben, welcher auch bei uns kultiviert wird.

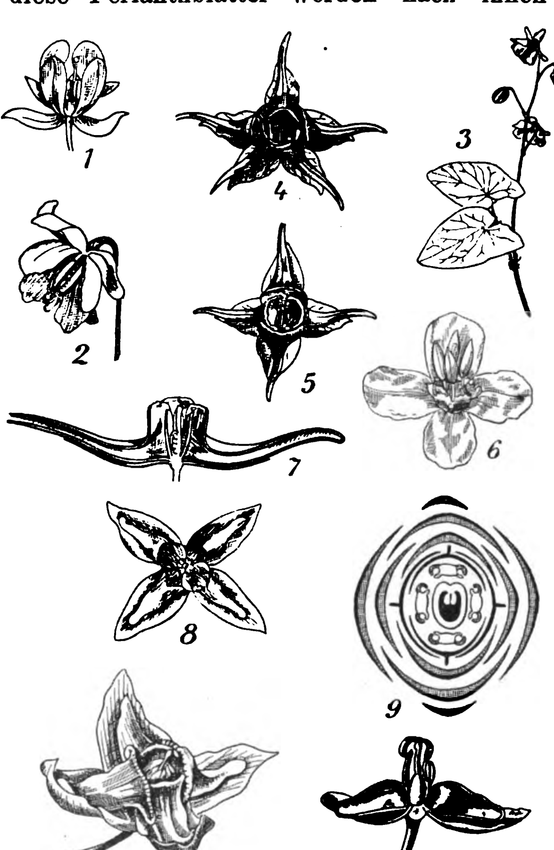


Fig. 396. Epimedium spec. diversae. Fig. 2, 3, 6 Angehörige der Sektion Aceranthus, welche ungespornte Perianthblätter hat, alle nach BAILLON. Fig. 1 E. niveum, eine normal gespornte Form, welche aceranth geworden ist. 2 Blüte von E. diphyllum. 3 Habitus dieser Pflanze. 6 Blüte von E. pinnatum. 4 Abnorme, 5-zählige Blüte von E. violaceum. 5 Normale 4-zählige Blüte dieser Art, beide nach BAILLON. 7 Längsschnitt einer Blüte von E. violaceum, nach BAILLON. 8, 9 E. alpinum, Blüte und Diagramm nach BAILLON. 11 Längsschnitt einer Blüte von E. alpinum, nach WETTSTEIN. 10 Blüte von E. rubrum, nach WETTSTEIN.

Epimedium

ist durch seine meist in 2-gliedrigen Quirlen stehenden Blumenblätter charakterisiert. Die 1—3 äußersten davon sind klein, kelchartig, 2 Quirle hingegen groß, kronenartig. Dann folgen 2 Quirle zu je 2, vielfach gespornten Nektarien. Der Samen hat einen häutigen Arillus. Es sind Stauden mit 3-zähligen oder mehrfach zusammengesetzten Blättern und mit Blüten in Trauben.

Etwa 11 Arten, von denen *E. alpinum* in den Gebirgen Südeuropas.

Abweichend ist *E. hexandrum* aus Südamerika mit 3-zähligen Blütenquirlen.

Die Gattung

Berberis

inkl. *Mahonia* besteht aus Sträuchern mit einfachen oder gefiederten Blättern und hat gelbe, meist in einfachen Trauben gestellte Blüten. Die Perianthblätter stehen in 3-gliedrigen Quirlen, von denen 1—2 äußere kelchartig, ein innerer kronenartig ist. Es sind 6 Honigblätter vorhanden mit je 2 drüsigen Höckern über deren Basis.

Die Filamente der Staubblätter sind reizbar, eine Berührung an der Innenseite des Filamentes läßt dies sich nach der Narbe hinbiegen.

Bei der Sektion *Euberberis* sind die Blätter einfach und diejenigen der Langtriebe oft als 1- bis 5-teilige Dorne ausgebildet, die funktionierenden Blätter also auf die Kurztriebe beschränkt.



Fig. 397. Berberis vulgaris, nach BAILLON. 1 Blütensproß. 2 Blüte. 3 Selbige, längs durchschnitten. 4 Diagramm der Blüte. 5 Sproß in der Entfaltung der Blätter begriffen. 6 Stamen. 7 Frucht im Längsschnitt. 8 Same. 9 Fruchtstand.

Hierher gehören zahlreiche Arten, besonders im extratropischen Asien und in Mittel- und Südamerika.

Die Sektion *Mahonia* hat gefiederte Blätter und ist am artenreichsten im pazifischen Nordamerika, in Ost- und Südostasien.

Viele Arten der Gattung *Leontice* sind interessant durch ihre Knollenbildung, so z. B. *L. chrysogonum* L. von Griechenland bis Afghanistan.

Die *Berberidaceen* zeigen, sowohl bei den *Podophylloideen* wie bei den *Berberoideen*, Eigentümlichkeiten, welche darauf hinweisen, daß wir mit einer Familie zu tun haben, deren Mitglieder zur Monokotyledonie neigen. So wie bei *Nymphaea* die Kotyledonen schon kongenital verwachsen sind und zwar in solchem Grade, daß LYON (1901) und COOK (1902), wie wir später sehen werden, die *Nymphaeaceen* für Monokotylen erklärten, so fand LEWIS ähnliche Verhältnisse bei den *Berberidaceen*

(Studies on some anomalous Dicotyledonous Plants, Bot. Gaz., Vol. 37, 1904, p. 127). Er untersuchte 3 Arten, *Podophyllum peltatum*, *Jeffersonia diphylla* und *Caulophyllum thalictroides*, von denen die beiden ersteren den *Podophylloideen*, die letztere (bei uns in die Gattung *Leontice* aufgenommen) den *Berberoideen* angehört. Alle drei zeigten die kongenitale Verwachsung der Kotyledonen ganz wie bei *Nymphaea*, so daß das Kotyledonarprimordium ein breites ringförmiges, an einer Seite offenes Gebilde darstellt. Bei *Podophyllum* wird dann ein langer Kotyledonarschlauch [1]) gebildet, welcher die Plumula ganz einschließt, und bei *Leontice* und *Caulophyllum* stehen wenigstens die Ränder der Kotyledonen nahe zusammen und schließen die Plumula ein, während die Plumula von *Jeffersonia* nicht eingeschlossen ist. Bei allen steht die übrigens nur wenig entwickelte Plumula zentral.

In einem Aufsatze: „Podophyllum peltatum, a morphological study", Bot. Gaz., Vol. 27, 1899, p. 419, beschreibt Holm manche an Monokotylen erinnernde Eigenschaften dieser Pflanze, wie die monokotylenartige Anordnung der Gefäßbündel im Stamme, welche sie mit *Diphylleia, Leontice* und Arten von *Papaver*, *Thalictrum* und *Actaea* gemein hat, die sehr eigentümliche Struktur des Leptoms, das nur Siebgefäße und deren Geleitzellen aufweist, und welchem Cribralparenchym ganz fehlt. In dieser Hinsicht stimmt *Podophyllum* mit den Monokotylen und unter allen Dikotylen nur mit den *Ranunculaceen* überein, auch erinnert die sympodiale Verzweigung des Rhizoms mit monopodialen Blütensprossen (etwa wie bei *Polygonatum*) sehr stark an Monokotylen, kommt aber auch z. B. bei den *Cabomboideen* unter den *Nymphaeaceen* vor.

An die *Berberidaceen* schließen wir nun die

Lardizabalaceae

an. Sie sind den *Berberidaceen* voraus durch ihre Neigung zur Bildung unisexueller Blüten, sind doch diese polygam oder schon unisexuell, aber mit Rudimenten des fehlenden Geschlechts.

Uebrigens bestehen sie aus alternierenden 3-gliedrigen Quirlen und zwar meistens 2 Quirlen im Perianth, häufig 2 Quirlen von Honigblättern und 2 Quirlen von freien oder verwachsenen, spaltenförmig extrors aufspringenden Staubblättern. Meistens 3 Fruchtknoten, aber auch bis 9, apokarp mit zahlreichen bitegminären Ovulis. Bei weitem die meisten Arten sind schlingende Holzpflanzen mit handförmig zusammengesetzten Blättern, nur *Decaisnea* wächst aufrecht, und hat gefiederte Blätter. Die Blüten stehen in Trauben oder einzeln.

Hierher: *Decaisnea, Stauntonia, Hollboellia, Parvatia, Akebia, Boquila* und *Lardizabala.*

---

1) Verwachsung der Kotyledonen zu einem Schlauch kommt aber in sehr verschiedenen Familien vor, als Beispiele nennt Holm, Bot. Gaz., Vol. 27, 1899, p. 422: Leontice Altaica und L. vesicaria (Berberidaceae), manche Ranunculaceen: Arten von Anemone, Ranunculus, Delphinium, Aconitum, Eranthis, manche Umbelliferae wie Arten von Ferulago, Prangos, Smyrnium, Bunium, Chaerophyllum bulbosum, weiter Megarrhiza californica (Cucurbitaceae), Limnanthes Douglasii (Limnanthaceae), Rheum moorcroftianum, Polygonum Bistorta, P. viviparum (alle Polygonaceae) und Dodecatheon meadia (Primulaceae).

Von

Decaisnea

ist nur eine Art, *D. insignis* H. et Th., aus dem Himalaya bekannt. Es ist ein aufrechter wenig verzweigter Strauch mit gefiederten, 2—3 Fuß langen Blättern.

Honigblätter fehlen den Blüten, das Perianth ist 6-blätterig. Die Pflanze hat hermaphrodite Blüten mit 6 freien Staubblättern, welche wohl nicht funktionieren, und männliche Blüten ebenfalls mit 6 Staubblättern, welche aber nicht frei, sondern röhrig verwachsen sind. In den 3 sich zu langen Beeren entwickelnden aufspringenden Karpellen finden sich die Samen in zwei Reihen, der Embryo ist klein, gerade. Alle anderen *Lardizabalaceae* sind Lianen mit gefingerten Blättern.

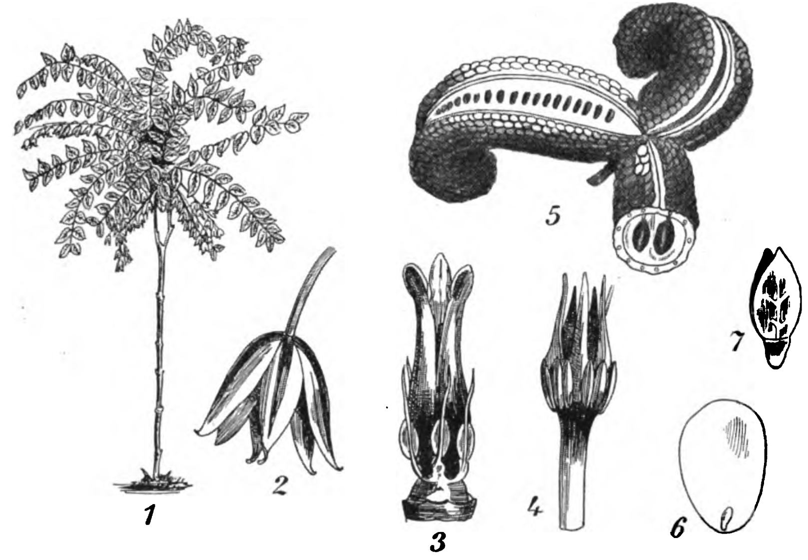


Fig. 398. Decaisnea insignis H. et Th., nach Bot. Mag., t. 6731. 1 Habitus. 2 Blüte von außen. 3 ♀ Blüte, nach Entfernung des Perianths die 3 Karpelle und die Staminodien zeigend. 4 ♂ Blüte nach Entfernung des Perianths. 5 Reife Frucht. 6 Same im Längsschnitt. 7 Embryo.

Von diesen wird

Akebia quinata (Fig. 399),

eine japanische Art dieser Gattung, welche überdies nur noch eine chinesische Art[1]) zählt, bei uns kultiviert. Die Blüten stehen in Trauben, und die untere Blüte fast jeder Traube ist weiblich. Die 3 Blätter der Blütenhülle sind braunviolett, Honigblätter fehlen. Die Staubblätter sind frei, die Zahl der Fruchtknoten wechselt zwischen 3 und 9. Im Gegensatz zu *Decaisnea* stehen die Samen in den Beeren in mehreren Reihen.

Während die bisher besprochenen Arten weder Honigblätter noch Vorblätter haben, sind *Hollboellia* und *Parvatia* durch den Besitz von 6 Nektarien gekennzeichnet, und *Lardizabala* hat 2 Vorblätter am Grunde

1) Von dieser: A. lobata wurden im Sommer 1910 in einer Blumenhandlung in Haarlem die Früchte verkauft.

der männlichen Trauben. Diese Gattung ist weiter die einzige, bei der einzelnstehende Blüten, jedoch nur bei den ♀ Pflanzen, vorkommen, *Lardizabala* (Fig. 400) ist nämlich diöcisch, eine Eigenschaft, welche sie

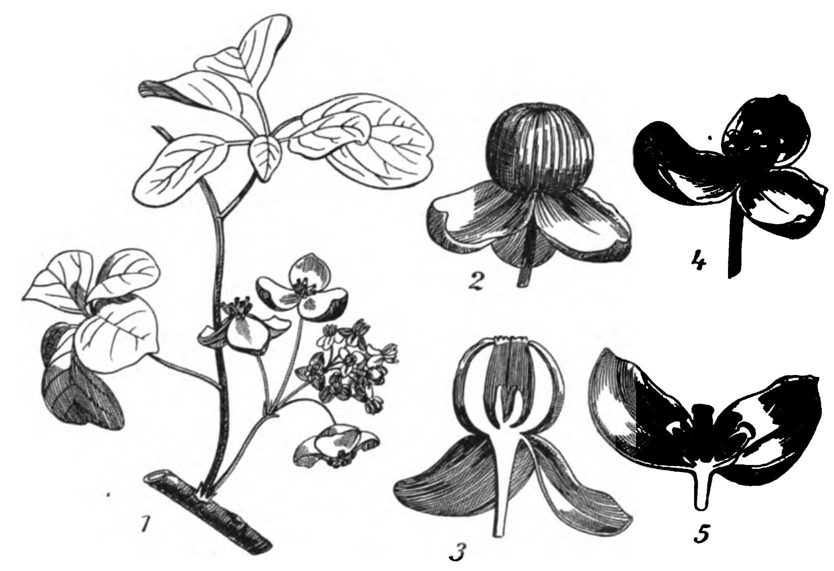


Fig. 399. Akebia quinata, nach BAILLON. 1 Zweigstück mit Infloreszenz. 2 ♂ Blüte. 3 Selbige halbiert, rudimentäre Fruchtknoten zeigend. 4 ♀ Blüte. 5 Eine solche halbiert.

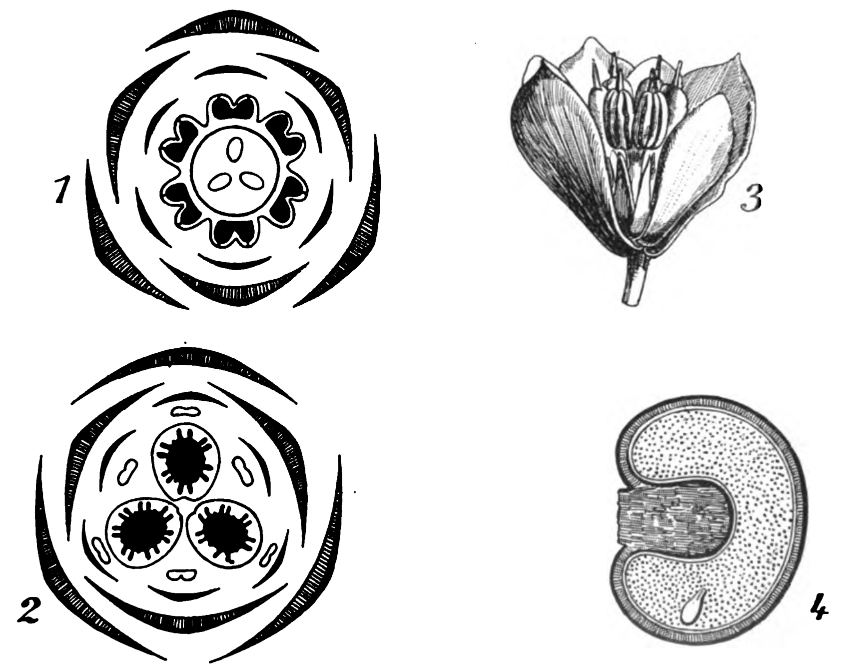


Fig. 400. Lardizabala biternata, nach BAILLON. 1 Diagramm der ♂ Blüte. 2 Idem der ♀. 3 ♂ Blüte. 4 Same im Längsschnitt.

übrigens mit *Boquila* gemein hat. Zu *Lardizabala* gehören 2 chilenische Arten, welche in botanischen Gärten kultiviert werden.

Die Pflanzen sind diöcische Lianen. Die Blüten haben 6 Sepala, 6 Nektarien (Corolla), 6 verwachsene Staubblätter, welche in den ♀ Blüten rudimentär sind, und 3 freie Karpelle, rudimentär in den ♂ Blüten.

Lardizabala führt uns sofort zu den

Menispermaceae,

welche fast durchgehend diöcisch sind, und bei denen die Blüte ebenfalls meistens aus alternierenden 3-gliederigen Quirlen besteht, von denen 2 auf Kelch, Krone und Androeceum, 1 auf das Gynoeceum fallen. Die Krone ist hier wohl aus den Nektarien von *Lardizabala* hervorgegangen.

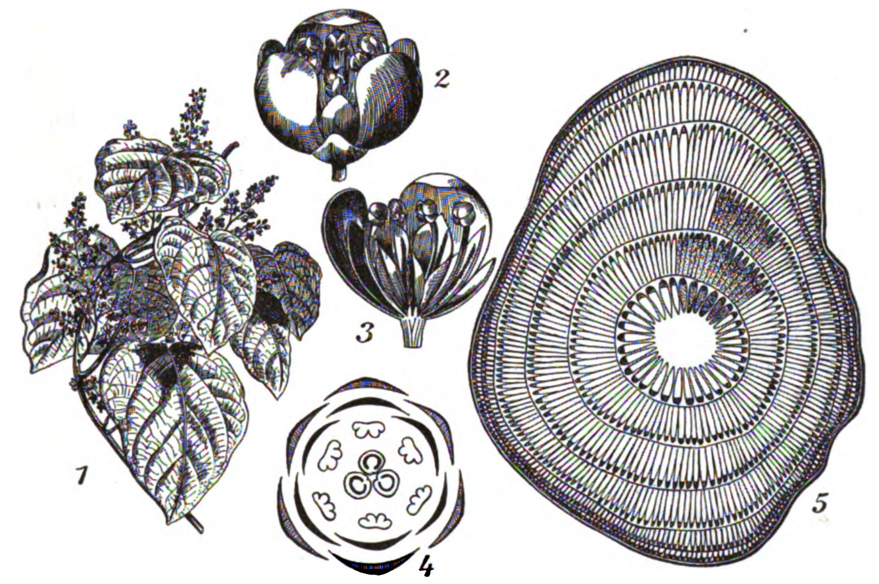


Fig. 401. 1 Anamirta Cocculus, nach BAILLON. 2—4 Cocculus carolinus, nach BAILLON. 2 ♂ Blüte. 3 Solche halbiert. 4 Diagramm der hermaphrodit gedachten Blüte. 5 Querschnitt durch den Stengel von Cissampelos Pareira L.

Vermehrung der Gliederzahl oder Verminderung derselben im Kelch und im Androeceum ist häufig, ebenfalls das Fehlen der Krone, ja auch Vermehrung der Karpelle (sogar auf 30—40 bei *Rameya*) kommt ebenfalls häufig vor, während Arten von *Pycnarrhena* 2-zählig gebaute Blüten haben.

Die typischen *Menispermaceen*, *Cocculus* z. B., lassen sich aber direkt vom Blütenbau von *Lardizabala* ableiten.

Mehr abweichend ist die Gruppe der *Cissampeleen*, erstens schon durch das konstante Vorkommen nur eines Fruchtknotens, sowie durch das Fehlen der Nektarien, dann auch dadurch, daß zygomorphe Blüten vorkommen, auch ist die ♂ Blüte hier oft 2-gliederig gebaut. Weiter kommt Gamosepalie und Gamopetalie vor, sowie Verwachsung der Staubblätter.

Die Blüten der *Menispermaceen* (Fig. 401) sind klein. Die Frucht stets eine einsamige Steinfrucht, mit saftigem Mesokarp und sklerenchymatischem Endokarp.

Die Familie gehört überwiegend den Tropen beider Hemisphären an, einige Gattungen oder Arten sind aber extratropisch, so z. B. *Cocculus Laeba* DC. im Mittelmeergebiet.

Die Familie ist groß.

Zu den *Cocculeae* gehören folgende Gattungen der Untergruppe *Menispermineae: Menispermum, Pericampylus, Sarcopetalum, Cocculus, Diploclisia,* weiter zu der Untergruppe *Cissampelinae: Stephania, Antizoma, Cissampelos, Peraphora, Cyclea* und schließlich zu der Untergruppe *Tiliacorinae: Tiliacora* und *Abuta.* Den *Tinosporeen* gehören an: *Tinomiscium, Fibraurea, Husemannia, Jatrorrhiza, Tinospora, Fawcettia, Burasaia, Chasmanthera, Odontocarya, Aspidocarya, Parabaena, Disciphania, Calycocarpum, Anamirta, Coscinum, Arcangelisia* und *Chlaenandra*; den *Limacieen: Anomospermum* und *Limacia*; den *Pachygoneen: Triclisia, Pycnarrhena, Pleogyne, Sciadotaenia, Albertisia, Pachygone, Hyperbaena, Chondrodendron, Sychnosepalum, Haematocarpus* und *Rameya*, neben mehreren Gattungen, deren Stellung im System unbekannt ist.

Trotz dieser Größe brauchen wir die Familie hier nicht weiter zu besprechen, da sie offenbar keinen Anschluß nach oben hat.

Bemerkenswert ist noch der Umstand, daß bei manchen Gattungen abnormales Dickenwachstum vorkommt, da nach 1—2 Jahren die Tätigkeit des normalen Kambiums erlischt und in der Rinde ein Meristemring entsteht, indem sich sekundäre Kambiumbündel differenzieren, welche nach innen Xylem, nach außen ein wenig Phloem bilden. Das wiederholt sich öfters, so daß zahlreiche umeinander gelagerter Holzringe entstehen (Fig. 401, 5).

Von den *Ranales* bleiben nun noch die *Nymphaeaceen* und *Ceratophyllaceae* zu besprechen.

Fangen wir mit den

Nymphaeaceae

an. Die *Nymphaeaceae* sind Wasser- oder Sumpfgewächse mit untergetauchten oder schwimmenden Blättern. Selten sind die untergetauchten Blätter zerschlitzt (*Cabomba*) oder ragen über das Wasser hervor (*Nelumbo*). Die meistens großen, bei *Victoria Regia* sogar riesigen Blumen stehen stets einzeln und sind hermaphrodit. Das Perianth besteht aus zwei 3-gliederigen Wirteln, deren Glieder wenig verschieden sind (*Cabomboideae*), oder wir sehen Blüten mit einem, vielfach 4-gliederigen, kelchartigen Perianth und einer größeren oder geringeren Zahl von meist spiralig gestellten, aus Staubblättern hervorgegangenen Korollenblättern. Staubblätter 3 bis viele. Fruchtknoten 3 bis viele, frei oder verwachsen.

Der Stamm ist ein aufrechtes, dickes, kurzes Rhizom, welches einige wenige Jahre lebt (*Victoria*) oder ein ebensolches, aber einjähriges (*Euryale*) oder ein im Schlamm kriechendes, langlebiges Rhizom wie bei *Nymphaea* und *Nuphar.* Gewisse tropische *Nymphaea*-Arten bilden verkorkte, knollige Rhizome, welche sie in den Stand setzen, Austrocknung der Tümpel zu vertragen.

Die Anordnung der Gefäßbündel in den Rhizomen ist monokotylenartig. An die *Papaveraceen* erinnern die Milchsaftzellen, die Insertion der Ovula auf der ganzen Scheidewand und die markständigen Leitbündel, welche auch bei einigen *Papaveraceen* vorkommen, andererseits

aber erinnern sie durch diese markständigen Leitbündel ebenfalls an gewisse *Podophylloideae* unter den *Berberidaceen*, woran auch die mit einem Arillus versehenen Samen denken lassen, während die *Cabomboideae* mit ihren freien Blütenteilen, ihren Balgkapseln und dimorphen Blättern an *Batrachium* unter den *Ranunculaceen* erinnern.

Die *Nymphaeaceae* können in 3 Unterfamilien zerlegt werden:

A. Apokarp:
  1) Samen mit Endosperm und Perisperm. . . . *Cabomboideae.*
  2) Samen ohne Endosperm . . . . *Nelumbonoideae.*
B. Synkarp:
  Samen mit Endosperm und Perisperm . . . . *Nymphaeoideae.*

Cabomboideae.

3 Kelchblätter, 3 Kronenblätter, alternierend. Stamina 3—18, Karpelle einfächerig, apokarp, 1—4-ovulat. Früchte lederige, nicht aufspringende Balgkapseln. Samen ohne Arillus, mit Endosperm und Perisperm, bei der Keimung mit einem Deckel sich öffnend. Blumen einzeln, achselständig. Blätter ohne Stipulae.

Hierher *Cabomba* und *Brasenia.*

Cabomba

ist durch ihre dimorphen Blätter, ihre runden Schwimmblätter und zerschlitzten Wasserblätter, und durch 2 Karpelle charakterisiert. Es gibt 5 Arten im wärmeren und tropischen Amerika, so *C. aquatica* von Mexiko bis Südbrasilien.

Die Morphologie von *C. aquatica* wurde (Flora 1894) von Raciborski untersucht. Die anderen Arten sind nur wenig verschieden, das wichtigste Unterscheidungsmerkmal liefert die Farbe des Perianths, welche bei *C. aquatica* gelb, bei *C. caroliniana* weiß, bei den anderen rötlich-violett ist. Die Pflanze hat ein aufrechtes Rhizom, von welchem zahlreiche dünne Wurzeln entspringen; dicht gedrängt an diesem Rhizom stehen auch die flutenden, oft beträchtliche Länge erreichenden Stämme. Am Rhizom sitzen gegenüberständig ganz kleine, lanzettliche, am Rande etwas eingeschnittene Niederblätter. Die flutenden Sprosse entstehen scheinbar in den Achseln dieser Niederblätter, die Untersuchung der Vorgänge am Vegetationspunkt zeigt aber, daß das Rhizom sympodial gebaut ist.

Nach Goebels Beschreibung (Pflanzenbiol. Schilderungen, p. 308/309) bedecken die flutenden Seitensprosse die Oberfläche des Rhizoms so, daß von ihm — da die Internodien sich nicht verlängern — nichts zu sehen ist. An den flutenden Seitensprossen sind die Internodien gestreckt, auch sie bilden bisweilen an den Knoten Wurzeln. Diese flutenden Sprosse tragen dekussierte, tief eingeschnittene, untergetauchte Blätter und bilden die runden, ganzrandigen, spiralig gestellten Blätter erst dann, wenn die Pflanze sich zum Blühen anschickt. Die schildförmigen Schwimmblätter sind denen von *Brassenia* sehr ähnlich, ihre Größe und Zahl stehen zu der Länge der flutenden Stengel nicht im Verhältnis. Sie machten auf Goebel den Eindruck von Organen, die, von den Vorfahren der Pflanze überkommen, jetzt keine große Bedeutung mehr haben. Die Entwickelungsgeschichte zeigte, daß die Schwimm-

blätter in keinem genetischen Verhältnisse zu den untergetauchten Blättern stehen, sie sind von vornherein ganzrandig, während sonst Blätter, die scheinbar keine Gliederung mehr im erwachsenen Zustand zeigen, wie GOEBEL an *Hydrocotyle* nachwies, in frühen Entwickelungsstadien eine solche noch aufweisen. Viel näher liegt daher die Annahme, daß hier (ähnlich wie bei *Bidens Beckii limnophila*) die geteilten Blätter die phylogenetisch später entstandenen sind. Dafür spricht auch die Keimung, bei der (wie bei allen anderen *Nymphaeaceen* bleiben die Kotyledonen im Samen stecken) zuerst ein paar ungeteilte bandförmige Blätter auftreten und dann erst die zerteilten Wasserblätter sich bilden. Wie wir sahen, bilden die Pflanzen erst kurz vor der Blüte die Schwimmblätter. Schon in der Höhe des obersten untergetauchten Blattquirles entsteht häufig eine Blüte oder wenigstens eine Blütenknospe, die vielfach abortiert. Diese Blüte entsteht in der Höhe der Insertion des Blattquirles, aber nicht in der Achsel eines Blattes, wo sich später eine Achselknospe bildet, sondern seitlich als extraaxillärer Sproß.

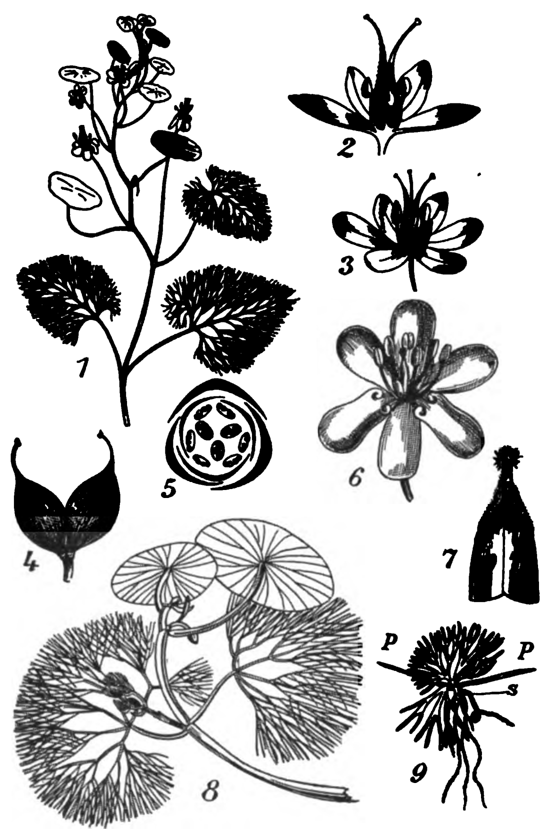


Fig. 402. Cabomba aquatica. 1—5 nach BAILLON. 1 Habitus der blühenden Pflanze. 2 Blüte im Längsschnitt. 3 Blüte. 4 Frucht. 5 Blütendiagramm. 6, 7 C. caroliniana, nach CASPARY. 6 Blüte. 7 Fruchtknoten, aufgeschnitten, mit 3 hängenden umgekehrten Ovulis. 8 C. aquatica, nach GOEBEL, Sproß mit Wasser- und Schwimmblättern. 9 Keimpflanze, P die ungeteilten Primärblätter, die Kotyledonen sind im Samen (S) stecken geblieben.

Das gilt auch von den Blüten an den Schwimmblätter tragenden Sprossen. Die Axillarknospen neben den Blüten treiben nach dem Verblühen und Lostrennen des schwimmenden Sprosses aus, indem ihr unterstes Blattpaar zu Niederblättern, die höheren zu flutenden Blättern werden. Seitlich von dieser Achselknospe, überdies aber seitlich von der Insertion des betreffenden Blattes, steht die eine trag- und vorblattlose Blüte. Wir haben also hier, sagt RACIBORSKI — mutatis mutandis —, eine ähnliche morphologische Erscheinung wie bei den vielbesprochenen Ranken der *Ampelideen*. An der Vegetationsspitze entstehen nacheinander ohne Ende in spiraliger Reihenfolge Blattprimordium und Blütenprimordium, in weiterer Entwickelung strecken sich aber die Internodien zwischen diesen Paarlingen sehr bedeutend, während diese (ein Blatt und eine Blüte)

auf derselben Höhe inseriert bleiben. Ein blühender Sproß von *Cabomba*, auch von *Brasenia*, ist also ein Monopodium, welches von einem solchen der *Nymphaea* durch seine gestreckten, dünnen Internodien verschieden ist. Man kann aber die Vorgänge an der Vegetationsspitze der *Cabomba* auch so beschreiben, wie es WARMING für manche *Vitis*-Arten gemacht hat, daß nämlich die Vegetationsspitze sich teilt, einerseits die Vegetationsspitze des Fortsetzungssprosses, anderseits die des Blütenprimordiums bildend.

In der Blüte fand RACIBORSKI stets nur 2 Karpelle. Krone und Kelch alternieren, beide sind 3-gliederig, zwischen den Kronenblättern entstehen je 2 Staubblatthöcker. Die Orientierung des Kelches zur Sproßachse ist so, daß ein Kelchblatt nach vorne, zwei aber seitlich fallen.

Eigentümlich ist die Insertion eines Ovulums an der Bauchseite. In jedes Karpell treten 3 Gefäßbündel, ein dorsales, welches bis zur Narbe verläuft und in den von RACIBORSKI untersuchten Fällen keine Anastomosen mit den seitlichen bildet, und 2 Randnerven. Die beiden seitlichen senden ein Aestchen zu den zwei seitlich in der Nähe der dorsalen Seite inserierten Eichen, vereinigen sich höher an der Bauchseite und treten als ein gemeinsames Bündel in das dritte, hoch an der Bauchseite inserierte Ovulum.

In den geöffneten protogynen Blüten sind die Kelch- und Kronenblätter intensiv gelb gefärbt. Die Kronenblätter haben an der Basis zwei mehr verdickte Anhängsel, die sehr stark gelb gefärbt sind, aber keine Andeutung von Tätigkeit als Nektarien geben. Der Nucellus entwickelt ein bedeutendes Perisperm, das Endosperm ist klein und umgibt als nur dünne Schicht den Embryo.

Die am nächsten mit *Cabomba* verwandte Gattung

Brasenia

zählt nur eine Art: *B. purpurea* (MICHX.) CASP., welche in allen Weltteilen, außer Europa, vorkommt. Fossile Arten sind aber wohl in Europa gefunden. Sie entbehrt der Wasserblätter, ist übrigens mit *Cabomba* nahe verwandt, die introrsen Antheren sind, wie die Entwickelung zeigt, nur graduell von den extrorsen verschieden.

Der morphologische Aufbau ist dem von *Cabomba* sehr ähnlich, so wie bei dieser ist das Rhizom ein Sympodium, und die Blüte steht extraaxillär, seitlich vom Ansatz der eine Achselknospe tragenden Blätter. So wie bei *Cabomba*, entstehen in der Blüte zunächst zwei trimere, alternierende Kreise von Kelch- und Kronenblättern, mit den Kelchblättern ebenso orientiert wie bei *Cabomba*.

Weiter an dem in die Breite wachsenden Blütenboden entstehen zahlreiche Staubblätter, endlich 6 Karpelle in 2 trimeren, alternierenden Quirlen.

Sehr eigentümlich ist die dorsale Anheftungsweise der Eichen, welche *Brasenia* nur mit einer *Resedacee: Astrocarpus sesamoides*, gemein hat.

Die Schleimbildung, welche bei *Brasenia* wohl, wie bei anderen Wassergewächsen, die jungen Organe bis zur Bildung der Cuticula gegen Berührung mit dem Wasser schützt (vergl. GOEBEL, Biol. Schilderungen; SCHILLING, Flora, 1894, p. 280 ff.), ist bei *Brasenia* ganz außerordentlich stark, so daß GOEBEL, trotzdem ihm diese aus der Literatur bekannt war, als er die Pflanze im Tapacooma-See in Britisch Guyana sammelte, überrascht war zu sehen, von welcher dicken Gallertschicht

die sämtlichen jungen Teile überzogen waren. Die Blätter sind Schwimmblätter, und demgemäß findet sich die Schleimbildung nur auf ihrer unteren, mit dem Wasser in Berührung befindlichen Seite. Daß sie an den Blatt- und Blütenstielen deren Dicke oft weit übertrifft, zeigt die Abbildung einer Sproßspitze und ebenso der Querschnitt eines jungen Blattes. Die Lamina ist hier dunkel gehalten, auf ihrer Unterseite befinden sich die Schleimhaare, in Fig. 403, 4 stärker vergrößert dargestellt. Solche Schleimhaare befinden sich nun nicht nur auf der Unterseite der Blätter, sondern auch die Oberfläche der jungen Sproßachsen und der Blüten ist dicht mit solchen bedeckt. Später fallen die Haare ab.

SCHILLING faßt seine Resultate einer Untersuchung von Schleimüberzügen in folgender Weise zusammen:

1) Die Bildung von Schleimüberzügen auf den noch in ihrer Entwickelung begriffenen Teilen ist eine bei den Wassergewächsen allgemein verbreitete Erscheinung.

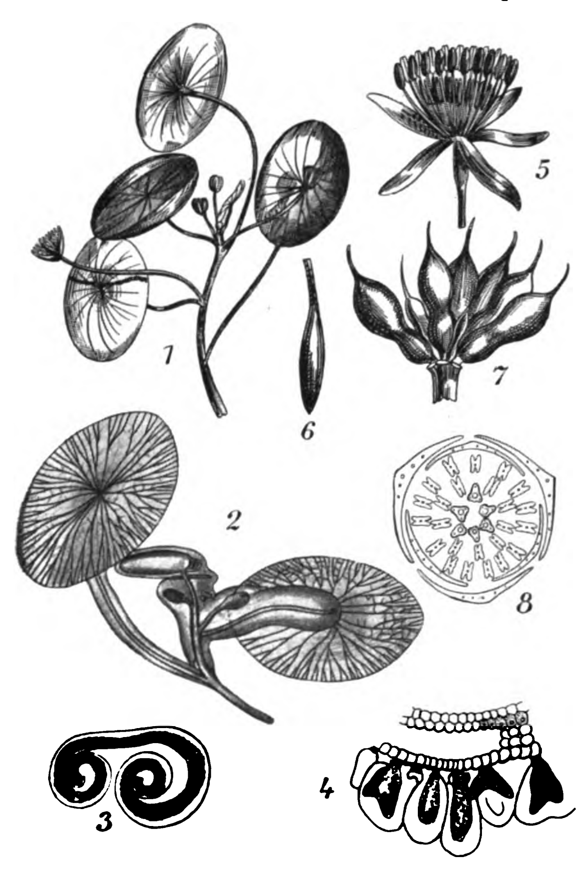


Fig. 403. **Brasenia purpurea** (MICHX.) CASP. 1 Blühender Zweig, nach CASPARY. 2 Sproßende mit den dicken Schleimhüllen, nach GOEBEL. 3 Querschnitt durch ein unentfaltetes Blatt, nach GOEBEL. Die Schleimhaare sind durch Schraffierung angedeutet, die Außengrenze der hyalinen Schleimmasse durch eine Umrißlinie, das dünne Blattgewebe selbst ist dunkel gehalten. 4 Ein Teil des Blattquerschnittes, stärker vergrößert, nach GOEBEL. 5—7 nach CASPARY. 8 nach RACIBORSKI. 5 Blüte. 6 Karpell. 7 Frucht. 8 Querschnitt einer Blütenknospe.

2) Die Organe, welche zu diesem Zwecke dienen, sind in den mannigfaltigsten Formen ausgebildet. Sie sind samt und sonders trichomatischer Natur, denn sie besitzen die Gestalt von Haaren, Zotten, Schuppen etc.

3) Die Bildung des Schleimes geschieht auf Kosten der Zellwand, deren äußerste Schichten zu diesem Zweck einer Umwandlung unterworfen werden. Es sammeln sich daher die gebildeten Schleimmassen stets zwischen der Cuticula und der Zellwand an. Die im Inneren mancher Schleimorgane vorkommenden Ballen eines bis jetzt noch nicht näher erforschten Inhaltsstoffes (RACIBORSKIS Myriophyllin) stehen mit diesem Vorgang in keiner näheren Beziehung.

4) Der Schleim ist als Schutzmittel der jungen Pflanzenteile gegen die unmittelbare Berührung mit Wasser anzusehen. Er erweist sich für Lösungen gewisser Salze und Farbstoffe in Wasser völlig durchlässig, solange er noch nicht in Verquellung begriffen ist. Er wird wahrscheinlich von der Pflanze nur so lange gebildet, bis die Entwickelung der Cuticula so weit vorgeschritten ist, daß diese seine Aufgabe übernehmen kann. Seine Rolle als Schutzmittel gegen Tierfraß und Algenbesiedelung kann nur von untergeordneter Bedeutung sein.

Wir haben also in den *Cabomboideen* Pflanzen mit sympodialen Rhizomen, die mit Niederblättern bedeckt sind und flutende blatt- und blütentragende Sprosse treiben, ein Umstand, wodurch sie sich von allen anderen *Nymphaeaceen* unterscheiden. Weiter schützen sie, wie Wasserpflanzen sehr verschiedener Verwandtschaft, ihre jungen Teile durch Schleim und sind apokarp. Sie zeigen zweifellos Beziehungen zu den *Ranunculaceen.*

Die andere apokarpe Gruppe der *Nymphaeaceen* ist die der

Nelumbonoideae.

Bei den *Nelumbonoideen* ist ein 4—5-blättriger Kelch vorhanden, die Kronenblätter, die Staubblätter und Karpelle zahlreich, alle Glieder frei. Der Blütenboden verhält sich sehr eigentümlich, indem er sich oberhalb der Staubblätter zu einem umgekehrt kegelförmigen Körper entwickelt, auf dessen Spitze die Karpelle in konzentrisch gestellte Höhlungen eingesenkt werden.

Wir haben hier also mit einem Falle von Verlängerung des Blütenbodens zu tun, wie diese bei den *Magnoliaceen* und gewissen *Ranunculaceen*, z. B. *Myosurus*, vorkommt, nur dadurch kompliziert, daß die Karpelle auf die Oberseite des verlängerten Blütenbodens beschränkt und in diesen versenkt sind.

Nelumbo bildet weder Schwimm- und Wasserblätter, sondern seine großen schildförmigen Blätter ragen auf langen Stielen weit über die Wasserfläche hervor, und zwischen diesen vielen grünen Schirmen finden sich, ebenfalls auf langen Stielen über das Wasser hervorgehoben, die schönen, großen, gelblichen oder rosafarbigen Blüten, mit dem blauen Wasser ein Farbenbild tropischen Charakters gebend, wie ich es nie schöner als im Situ Bagendit von Garoet auf Java gesehen habe, wo *Nelumbium speciosum* DC. (*Nelumbo nucifera*), die indische rosafarbige Lotusblume, reichlich vorkommt. Die von GOEBEL (Biol. Sch., p. 242) nachgewiesene Tatsache, daß *Nelumbo* bloß an der Blattoberseite, nicht an der Unterseite Spaltöffnungen bildet, legt den Gedanken nahe, daß die emporgehobenen *Nelumbo*-Blätter aus Schwimmblättern hervorgegangen sind, jedoch soll man dabei sehr vorsichtig sein, indem bei dem gedrängten Vorkommen der *Nelumbo*-Blätter die Unterseite sich recht wohl in einem dampfgesättigten Raum befinden kann.

Eine Eigentümlichkeit des *Nelumbium speciosum* und auch wohl der anderen Art dieser Gattung (*Nelumbium luteum* aus Nordamerika) ist das Fehlen von Schleimbildung an den jungen Teilen. SCHILLING meint, die Schleimbildung sei hier nicht nötig, weil das *Nelumbo*-Blatt auf der Unterseite seiner Spreite eine sehr stark entwickelte Cuticula hat und auf der Oberseite eine höckerige Epidermis aufweist, die sich sehr schwer benetzen läßt, und weil beide Eigentümlichkeiten sich sehr früh ausbilden. Der durch Stipularbildungen verursachte Knospenschluß ist

nämlich an und für sich nicht genügend, um die jungen Organe gegen Wasserberührung zu schützen, denn in dieser Hinsicht ist *Nelumbo* wie *Nymphaea alba*, *Euryale* und *Victoria* gebaut, welche doch alle reichlich Schleim bilden.

Die verwachsenen Blätter von *Nelumbo speciosa* (*N. nucifera* Gaertn.) können unter Umständen nach Ohno (Zeitschr. f. Bot., II, 1910, p. 641) ganz eigentümliche Erscheinungen zeigen. Es sei hier darüber mit seinen eigenen Worten berichtet:

„Bei einem Spaziergange an einem Teiche, der mit *Nelumbo nucifera* dicht bewachsen war, wurde meine Aufmerksamkeit auf eine merkwürdige Erscheinung gelenkt. Es war am 19. Juli 1908, 9 Uhr vormittags. Die helle Morgensonne fiel prall auf die Blätter der Lotospflanzen, von denen einige noch etwas Wasser in ihrer becherförmigen Mittelpartie enthielten.

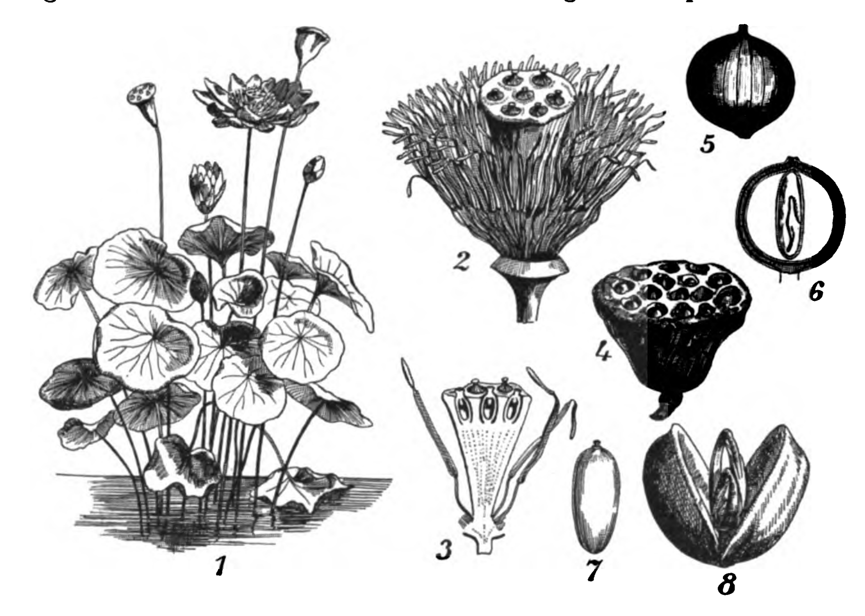


Fig. 404. Nelumbo nucifera und lutea. 1, 2, 3, 7, 8 N. nucifera. 4, 5, 6 N. lutea, nach Baillon. 1 Habitus. 2 Blüte nach Entfernung des Perianths. 3 Längsschnitt des Blütenbodens. 4 Blütenboden mit Früchten. 5 Frucht (Nüßchen). 6 Längsschnitt durch denselben. 7 Nüßchen. 8 Embryo.

Dieses Wasser schien ins Kochen geraten zu sein, weil ein Blasenstrom aus der Mitte der Blätter aufstieg. Da mich diese Erscheinung in nicht geringem Grade interessierte, so blieb ich stehen, um den Vorgang näher zu beobachten. Anfangs glaubte ich, daß entweder das in dem Becherteil enthaltene Wasser in das Innere der Pflanzen ströme und die Innenluft austreibe, oder aber, daß infolge der Temperaturerhöhung die Intercellularluft ausgetrieben würde. Hiergegen sprach jedoch die lange Dauer der Gasausscheidung. Auch an assimilatorische Tätigkeit mußte ich denken. Wie immer die Beschaffenheit der ausgeschiedenen Gase auch sei, die Tatsache, daß eine so große Menge von Gasen aus den intakten Teilen austreten könne und deutlich wahrzunehmen sei, erschien mir bemerkenswert, so daß ich beschloß, den Vorgang näher zu prüfen.

Am nächsten Tage, 1 Uhr nachmittags, besuchte ich denselben Ort mit Dr. KAMIYA, durch dessen gütige Hilfe ich imstande war, eine bedeutende Menge der Gase zu sammeln. In dieser Zeit war die Sonnenbestrahlung stark (Lufttemperatur 30° C). Die Blattspreite war überall ganz trocken, so daß man nichts von der Ausscheidung der Gase bemerken konnte. Brachte man jedoch etwas Wasser auf die becherförmige Mittelpartie der Spreite, so wurde die im Stillen vor sich gehende Gasausscheidung sofort deutlich sichtbar. Es stiegen nämlich sehr bald Ströme von Blasen auf und zwar manchmal so stark, daß durch die anprallenden Blasen das Wasser herausgespritzt wurde. Wir brachten ein mit Wasser gefülltes Gefäß umgekehrt über die Stelle, wo die Blasen hervorquollen, und konnten eine ansehnliche Menge der Gase auffangen. Von der Lebhaftigkeit der Ausscheidung wird man sich einen Begriff machen können, wenn ich erwähne, daß ein gewöhnliches Reagenzglas im Laufe einiger Sekunden mit Gasen gefüllt wurde. In einem Falle — der jedoch keineswegs eine Ausnahme bildete — konnten wir aus ein und derselben Blattspreite von 68—73 cm Durchmesser binnen 25 Minuten ca. 1 l Gas auffangen. Seitdem habe ich denselben Ort zu wiederholten Malen und zu verschiedenen Tageszeiten besucht. Abends, wenn die Sonne nicht mehr auf die Blätter fiel, konnte ich gewöhnlich keine Ausscheidung mehr konstatieren."

Die Gasanalyse ergab zunächst, daß die ausströmenden Gase in ihrer Zusammensetzung nicht wesentlich von der umgebenden Luft abweichen, und es zeigte sich experimentell, daß unter Umständen ein dauernder Ueberdruck in den Intercellularen von *Nelumbo* entsteht, durch die Diffussion des Wasserdampfes einerseits und der Luft andererseits durch die Epidermis. Dabei tritt bald wieder Ausgleich der Luft ein, die Wasserdampfspannung im Innern bleibt jedoch dauernd höher, und es wird, da diese mit der Temperatur wächst, durch Sonnenbestrahlung und Erwärmung der Ueberdruck natürlich erheblich gesteigert. Der Druck verdankt also seine Entstehung nicht etwa der Assimilation, sondern einer physikalischen Ursache, ist aber doch von physiologischer Bedeutung, indem er durch bedeutende Massenbewegung der Innenluft die Stagnation der letzteren verhindert und dadurch die für den Stoffwechsel der Pflanze nötigen Gase beschafft.

Recht viel ist an den Samen herumgedeutet, bis LYON, Observations on the Embryogeny of Nelumbo, Minnesota Bot. Studies, 1901 durch die Entwickelungsgeschichte die Sache klar legte. Seinem Aufsatz ist folgendes entnommen:

Jedes Karpell des apokarpen Gynoeceums enthält ein einfaches Ovulum und reift zu einer sphärischen einsamigen Frucht. Das dicke, sklerenchymatische, von der dünnen Testa überzogene Perikarp wird ganz ausgefüllt von 2 großen, weißen, fleischigen, halbkugelförmigen Körpern, welche am stigmatischen Ende des Perikarps miteinander verbunden sind. Es sind dies die Kotyledonen. Zwischen diesen Kotyledonen befindet sich die schon grüne Plumula, welche ein ziemlich großes und ein kleines Blatt bereits gebildet und zwei weitere Blätter an ihrer Spitze angelegt hat. Die beiden größeren Blätter sind ebenfalls schon grün, und die ganze Plumula mit ihren Blättern ist von einer dünnen Membran eingeschlossen, welche, wie WIGAND schon vermutete und LYON nachwies, das Endosperm ist. Der Plumula gegenüber befindet sich die Radicula, welche jedoch nie funktioniert, die Wurzeln entspringen adventiv an der Plumula. Die Kotyledonen bleiben

bei der Keimung im Samen stecken, die Plumula tritt hervor und bildet ihre Adventivwurzeln.

Die erste eingehende Beschreibung der Samen lieferte GAERTNER. Die Kotyledonen nennt er Vitellus und sieht diesen als einen Uebergang zwischen Endosperm und Kotyledon an. GAERTNER (1788) betrachtet *Nymphaea* als monokotyl, *Nelumbo* als einen Uebergang zwischen beiden, indem die Struktur des Samens die einer Dikotylen ist, die Pflanze aber nur einen Kotyledon hat. DE JUSSIEU (1789) hielt die Plumula für einen monokotylen Embryo, die Kotyledonen für das Endosperm. POITEAU (1809) interpretierte die Kotyledonen richtig, hielt das Endosperm für eine Stipula und sagt, daß eine Radicula fehlt. RICHARD (1811) beschreibt den Embryo als monokotyl, das Endosperm hielt er für einen reduzierten Kotyledon und die Kotyledonen für fleischige Auswüchse der Radicula.

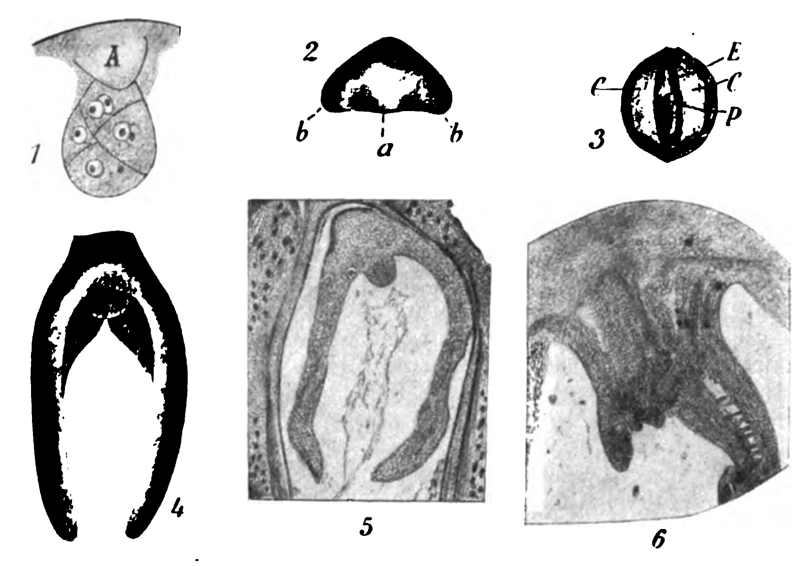


Fig. 405. Nelumbium (Nelumbo lutea), nach LYON. Entwickelung des Embryos. 1 8-zelliger Embryo. A Desorganisierende Synergide. 2 Vorderansicht eines älteren Embryos. a Plumula. bb Kotyledonarring. 3 Frucht. C Kotyledonen. E Endosperm. P Plumula mit Blättern. 4 Vorderansicht eines jungen Embryos, jedoch älter wie der der Fig. 2, in der Mitte die Plumula von der Kotyledonarscheide eingehüllt. 5 Längsschnitt eines Embryos auf dem Stadium der Fig. 4. 6 Plumula eines Embryos.

MIRBEL beschreibt die Kotyledonen richtig, findet auch Plumula und Radicula und sagt 1815 in seinen Eléments de Physiologie Végétale et de Botanique I, p. 59, 60, Fußnote: „Je ne suis pas éloigné de croire que le *Piper*, le *Saururus*, le *Nymphaea*, le *Nelumbo* et peut être quelques autres genres que l'on regarde mal-à-propos comme Monocotylédons, doivent prendre place non loin les uns des autres, parmi les Dicotylédons, dans la série des familles naturelles.“

Das ist bis heute so geblieben; nur LYON und COOK wollen sie wieder zu den Monokotylen stellen, weil die beiden Kotyledonen als ein Ringwall angelegt werden, welcher später zweilappig wird. Deswegen halten sie die beiden Kotyledonen von *Nelumbo* für zwei Organe, die durch Spaltung eines einzigen entstanden sind. Die Figuren (405, 1—5) machen das wohl deutlich.

Besser scheint es mir, die Kotyledonen hier als frühzeitig verwachsen zu betrachten, ich komme darauf aber noch am Ende der *Nymphaeaceen* zurück.

Die synkarpe Gruppe der *Nymphaeaceae* ist die der

Nymphaeoideae.

Von diesen hat

Nuphar

den einfachsten Sproßbau. Die Rhizome sind dorsiventral, indem sie an der Unterseite Wurzeln tragen, die Platz erhalten, weil die Felder zwischen den Blattanlagen an der Unterseite stärker wachsen als an der Oberseite. Ganz rein ist die Dorsiventralität jedoch nicht, an manchen Rhizomen treten auch Wurzeln an der Oberseite auf; die Dorsiventralität ist denn auch nicht der Anlage nach vorhanden, sondern eine Folge der Lichtwirkung. Pflanzt man die Rhizome tief in den Boden des Wassers, oder werden sie, wie das bei Seeshaupt am Starnberger See bei München geschah, durch Abrutschen des Ufers verschüttet, so wachsen sie gerade nach oben und sind fast vollkommen radiär.

An den Rhizomen entstehen gewöhnlich zweierlei Laubblätter, die anatomisch sehr verschieden sind, die dünnen, untergetauchten und die schwimmenden. Erstere haben z. B. keine Spaltöffnungen und vertrocknen sehr schnell an der Luft, letztere haben Stomata an der Blattoberseite, und diese Seite kann der Luft fortwährend ausgesetzt sein, ohne zu vertrocknen.

Manchmal findet man Exemplare von *N. luteum*, die nur die Schwimmblätter besitzen, was für *N. advena* der europäischen Gärten konstant zu sein scheint, oder auch solche, die nur Wasserblätter und keine Schwimmblätter bilden.

Die Blüten entstehen in den Achseln sehr kleiner Tragblätter. Bei *N. luteum* und *N. affine* Harz sind diese noch als Blattgebilde leicht erkennbar, wenn auch mitunter ganz klein, und später als die Blütenknospen angelegt. Sie erhalten auch bei diesen Arten ein Gefäßbündel. Bei *N. advena* ist an der Basis der Blütenstiele nur ein ganz niedriger Wall sichtbar, der nur aus Analogiegründen als verkümmerte Tragblattanlage gedeutet werden kann. Vorblätter fehlen wie bei allen *Nymphaeaceen* völlig.

Die Nupharblüten stehen also in den Achseln von Niederblättern. Die Blätter und Tragblätter stehen an den ausgewachsenen Rhizomen meistens in $^{8}/_{21}$-, manchmal in $^{13}/_{34}$-Stellung, niemals konnte Raciborski einfachere Verhältnisse, wie solche von Trécul oder Dutailly angegeben sind, beobachten.

Im Herbst ausgegrabene Rhizome besitzen gewöhnlich zwei große Blütenknospen, die im nächsten Frühling oder Sommer zur Entwickelung gelangen werden, näher der Vegetationsspitze sind aber noch zwei viel kleinere angelegt, schon für den Herbst des nächsten resp. den Frühling des dritten Jahres bestimmt. Die Blüten sind gewöhnlich zwei nacheinander, durch ein Blatt getrennt, angelegt; die gewöhnliche Reihenfolge zeigte z. B. die folgenden Zahlen, wo die Blüten mit Bl. angedeutet sind: 1, 2, Bl., 3, 4, Bl., 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, Bl., 19, 20, Bl., 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 31, 32, Bl., 33, 34, Bl., 35, 36, . . ., so daß zwischen den älteren und jüngeren je durch ein Blatt getrennten Blütenpaaren 8—18 Blätter hervorwachsen. Die Zahl der Blüten ist also im Vergleich zu der der Blätter sehr gering.

Der gelbe Kelch der Blüten ist 5-blätterig und nach $^2/_5$ deckend, das erste Kelchblatt steht am häufigsten vorne links, manchmal aber auch vorne rechts, d. h. die Kelchspirale kann links- oder rechtsdrehend sein.

Die Petala sind kurz, schuppenförmig und offenbar durch Sterilisierung von Staubblättern entstanden, sie gehen auch durch Mittelstufen in das Androeceum über. Ihre Zahl ist nicht ganz konstant, meistens sind 13 vorhanden in $^5/_{13}$-Spirale, dann folgen zahlreiche Stamina, von denen die äußersten, deren es ebenfalls 13 gibt, mit den Kronenblättern alternieren, dann wieder 13 mit Alternanz usw.; so entstehen 26 Staminalzeilen, welche nicht ganz gerade, sondern etwas nach der Kelchspirale gedreht zu sein pflegen; die alternipetalen Zeilen bestehen in der Regel aus je 5, die epipetalen aus je 4 Gliedern. Die Regelmäßigkeit ist aber sehr oft stark gestört.

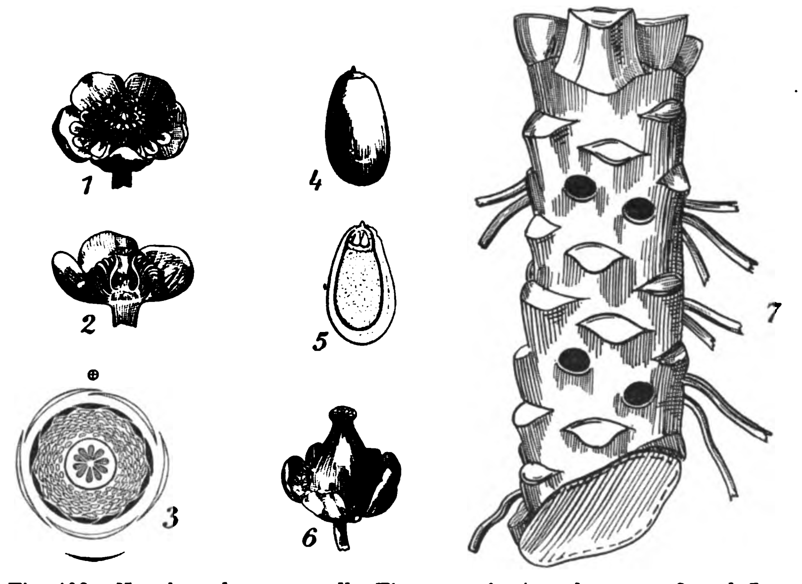


Fig. 406. Nuphar luteum, alle Figuren, mit Ausnahme von 3 und 7, welche EICHLER entnommen sind, nach BAILLON. 1 Blüte. 2 Selbige im Längsschnitt. 3 Blütendiagramm. 4 Same. 5 Selbiger im Längsschnitt. 6 Frucht. 7 Rhizomende, die schwarzen Stellen sind Blüten-, die weißen Blattnarben.

Der einzige, aus Verwachsung vieler (10—16) Karpelle hervorgegangene Fruchtknoten ist oberständig, mit 10—16 Fächern und ebenso vielen strahligen, den Mittellinien der Fruchtblätter entsprechenden Narbenleisten auf dem dicken Griffelkopfe. Dieser sieht dadurch einem solchen von *Papaver* oder von *Garcinia mangostana* sehr ähnlich. Die zahlreichen Ovula besetzen die ganze Fläche der Scheidewände. Die Ovula sind bitegminär, Perisperm wird gebildet. In den reifen Früchten ist die äußere grüne Schicht voll von Gerbstoffzellen, das innere parenchymatische Gewebe besitzt zahlreiche luftgefüllte Intercellularen, in den dünnwandigen Zellen viel Stärke, aber keinen Gerbstoff. Diese dünnwandigen Zellen scheiden nach außen viel Schleim aus; die durch die Quellung bedingte Größenzunahme verursacht das Zersprengen der Frucht, und zwar immer so, daß die grüne gerbstoffhaltige Fruchthülle ganz abgeworfen wird, das innere parenchymatische Gewebe springt aber

in so viele spindelförmige Säcke auf als Karpelle in der Frucht vorhanden sind. Die reifen Samen hängen nun in diesen, an der Wasseroberfläche frei schwimmenden Fruchtteilen, werden durch die Strömungen im Wasser verbreitet, aber auch, wie RACIBORSKI sah, von Fischen gefressen, welche die Samen ausspeien und so die Pflanze verbreiten.

Am nächsten mit *Nuphar* verwandt ist

Barclaya,

welche aber sympetal ist. Ueber den verwachsenblättrigen 5-zipfeligen Kelch erhebt sich die röhrenförmige Blütenhülle, die aus bis 21 dachziegelig und spiralig gestellten verwachsenen Blättern entstanden ist. Auf ihrer Innenseite sind zahlreiche Stamina eingefügt, deren Antheren herabhängen. Die Narbenscheibe ist trichterförmig, indem Fortsätze der 10—12 Karpelle über der stigmatischen Scheibe zu einer kegeligen Haut verbunden, emporwachsen. Frucht beerenartig, Samen zahlreich, ohne Arillus, aber mit langen Weichstacheln besetzt.

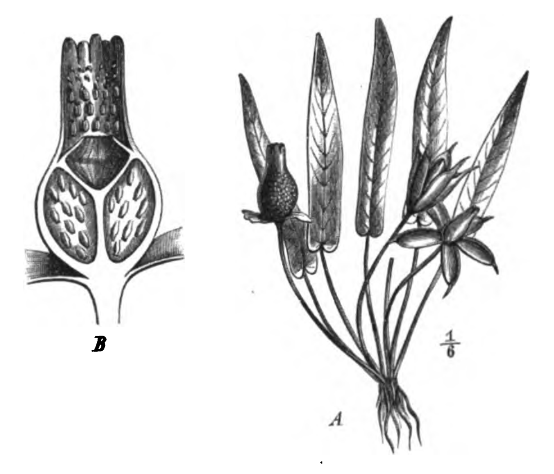


Fig. 407. Barclaya longifolia WALL. A Ganze Pflanze auf $^1/_6$ verkleinert. B Blüte im Längsschnitt.

Die Pflanzen sind noch wenig bekannt; der Sproßbau ist jedenfalls nach der Zeichnung HOOKERS von *B. Motleyi* von dem bei *Nuphar* recht verschieden, sie zeigt an langen Ausläufern herauswachsende Rhizome ähnlich wie bei *Brasenia*. Die 3 bekannten Arten wachsen in Pegu, Borneo, Malakka und Sumatra.

Nymphaea

ist von *Nuphar* erstens dadurch verschieden, daß keine Spur von Tragblättern mehr zu finden ist, die Blüten entstehen also extra-axillär, an Stelle von Blättern im Verlaufe einer Spirale an der Vegetationsspitze. Daß sich ein solches Verhalten sofort erklärt durch die Annahme, daß das bei einem *Nuphar*-ähnlichen Ahnen vorhandene Tragblatt abortiert, ist deutlich.

Das Rhizom ist im Gegensatz zu dem von *Nuphar* radiär gebaut, die Bildung geschah bei allen von RACIBORSKI untersuchten Arten in

derselben Weise. Bei der Keimung bleiben die Kotyledonen im Samen stecken, die übrigens rasch zugrunde gehende Hauptwurzel und das hypokotyle Glied treten nach außen. Dasselbe verlängert sich mehr oder weniger und trägt an seiner Spitze zuerst das erste pfriemenförmige Blatt, dem später elliptische, endlich normale folgen. Während das hypokotyle Glied lang aber dünn bleibt, verdickt sich der Sproß von der Ansatzstelle des ersten pfriemenförmigen Blattes an immer mehr. Die darauf folgenden Internodien bleiben sehr niedrig, aber sehr dick, auf solche Weise ein Rhizom bildend.

Bei einigen tropischen Arten, z. B. *N. stellata, sansebariensis, dentata, rubra*, bedeckt sich das untere Ende des Rhizoms mit Periderm, welches alle Blatt-, Blüten- und Wurzelnarben überzieht, erfüllt sich mit Stärke

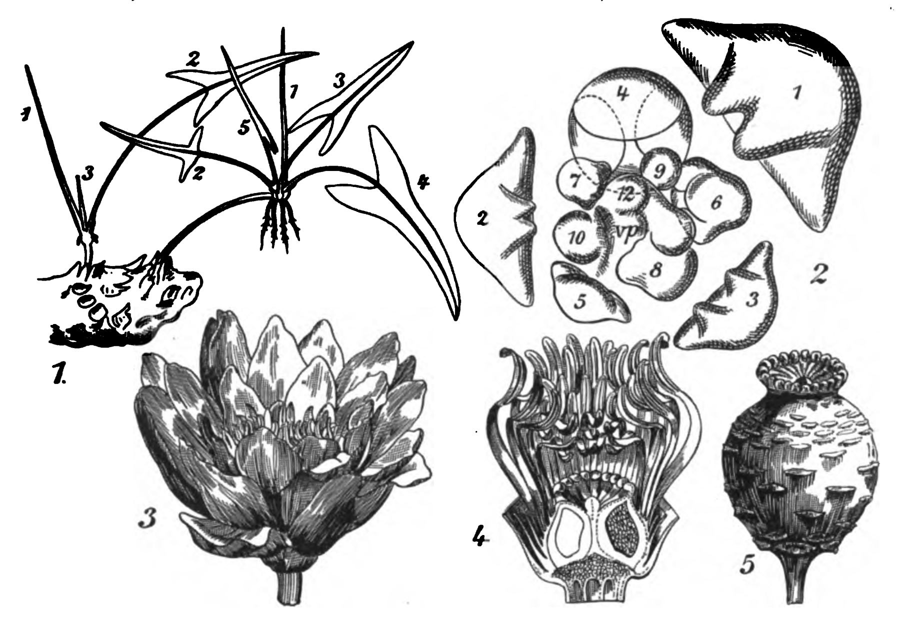


Fig. 408. 1 Rhizom der Nymphaea rubra, neue Sprosse im Frühling treibend, nach RACIBORSKI. 2 Die Vegetationsspitze eines alten Rhizoms der Nymphaea alba, nach RACIBORSKI. In beiden Figuren wird die Reihenfolge der Blätter durch Ziffern angegeben, in der Fig. 2 bedeutet vp Vegetationspunkt. 3—5 Nymphaea alba, nach BAILLON. 3 Blüte. 4 Blüte halbiert, nach Entfernung des Perianths. 5 Frucht.

und wird so zu einer Knolle, welche sich nach oben in ein normales Rhizom fortsetzt. Diese Knollen sind eine Anpassung an Trockenperioden; während einer solchen stirbt vielfach die Vegetationsspitze ganz ab, und die Knollen treiben bei Wassereintritt neue Knospen, deren erstes Internodium lang und dünn ist, während die ersten Blätter in ihrer Gestalt denjenigen der keimenden Pflanze gleichgestaltet sind (Fig. 408, 1).

Der Kelch der Blüten ist tetramer, in orthogonaler Stellung mit der bekannten eigentümlichen Deckung, ein Kelchblatt steht vorn, zwei seitliche umgreifend, die ihrerseits das vierte hintere decken. Jede andere Deutung dieser 4 Blätter ist nach RACIBORSKI gezwungen. Auf den Kelch folgt die, im Gegensatz zu *Nuphar*, stattlich entwickelte Krone, aus meistens 32 Blättern bestehend und zweifellos aus Staubblättern hervorgegangen, und dann 70—100 und mehr Stamina. Das

Ovar enthält bei *Nymphaea alba* 10—20 Fächer, denen die am äußeren Ende eingebogenen Narbenstrahlen superponiert sind; im übrigen ist die Narbe schildförmig, in der Mitte vertieft und hier mit einer kurzen, wohl das Achsenende vorstellenden Spitze versehen. Die Verwachsung der Karpelle ist bei den meisten *Nymphaea*-Arten vollkommen, in der Sektion *Leptopleura* aber unvollkommen; sie sind da nur am Rücken verbunden, an beiden Seiten frei; zu dieser Sektion gehört z. B. *N. coerulea*, der blaue Lotos der Aegypter, im nordöstlichen Afrika, von den Aegyptern unzählige Male auf ihren Denkmälern abgebildet, nicht zu verwechseln mit dem indischen Lotus *Nelumbo* oder *Nelumbium*.

Der Fruchtknoten ist in bezug auf den Kelch oberständig, die Kronen- und Staubblätter stehen aber perigyn, also scheinbar auf dem Fruchtknoten inseriert. Offenbar ist derjenige Teil des Blütenbodens, der die Stamina und die Corolla trägt, um das Gynoeceum herum emporgehoben und mit ihm verwachsen.

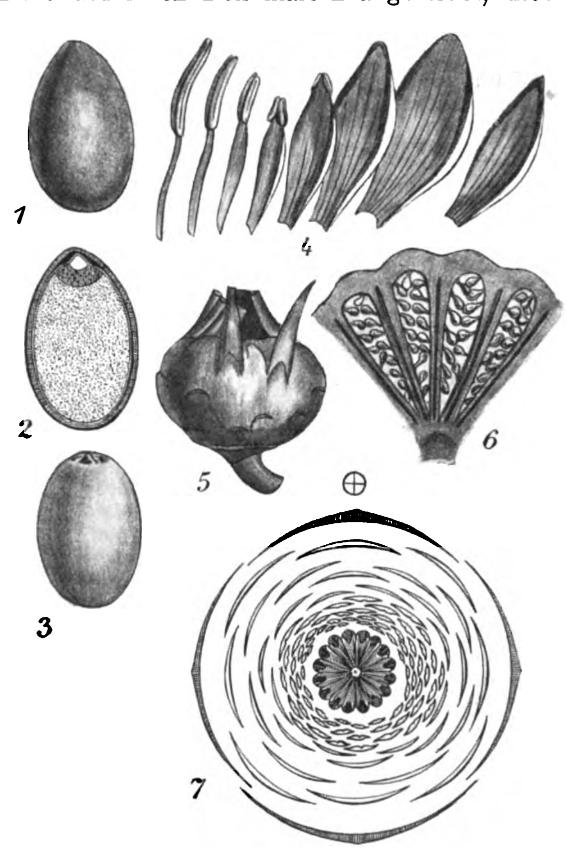


Fig. 409. Nymphaea. 1—4 Nymphaea alba, nach BAILLON. 1 Same, ohne Arillus. 2 Längsschnitt desselben. 3 Same aus den Integumenten herausgeschält. 4 Uebergang von Staubblättern zu Perianthblättern. 5 Nymphaea Lotus, nach CASPARY, Frucht nach Entfernung des stehenbleibenden Kelches. 6 N. sansebariensis, nach CASPARY, Querschnitt der Frucht, die Spalten zwischen den Fruchtblättern zeigend. 7 Nymphaea alba, Blütendiagramm, nach EICHLER.

Alle *Nymphaea*-Arten besitzen einen Funikulararillus, welcher zwar sehr früh als ein Wulst am Funiculus angelegt wird, sich jedoch erst spät an dem reifenden Samen entwickelt.

Die

Euryaleae,

zu welchen *Euryale* und *Victoria* gehören, sind voneinander sehr wenig, von *Nymphaea* bedeutender verschieden. Auch hier sind die Blüten deck- und vorblattlos; während jedoch bei *Nymphaea* die Blüten im Verlauf der Blattspirale angelegt sind, stehen hier die Blätter ganz normal im Verlaufe einer ca. $^2/_5$ nahen Spirale unmittelbar an der Vegetationsspitze. Die Blüten entstehen dagegen etwas später, schon außerhalb

der durch die jüngsten Blattanlagen markierten Spirale als extraaxilläre Gebilde, die etwa an der Kante der breiten Basis eines älteren Blattes zum Vorschein kommen und später von deren stark wachsender Stipula von hinten umhüllt bleiben. Stipeln sind auch bei *Nymphaea* vorhanden, aber sehr viel weniger entwickelt. Die abweichende Stellung der Blüten, sowie der ganz unterständige Fruchtknoten und die Bestachelung der Pflanze sind die Hauptunterscheidungsmale der *Euryaleen* gegenüber den *Nymphaeën*; Platzmangel erlaubt uns nicht, weiter auf sie einzugehen. Gehen wir zur Betrachtung der Embryosack- und Embryoentwickelung der *Nymphaeaceen* im allgemeinen über. Mehrere Arbeiten darüber, die mir zum Teil leider unzugänglich sind, sind in letzterer Zeit erschienen, die letzte ist die von COOK, Notes on the Embryology of the Nymphaeaceae in Bot. Gaz., Vol. 48, 1909, p. 56. Nach dem was ich daraus entnehmen kann, scheint die Entwickelung des Embryosackes bis zur Bildung des Endospermkernes normal zu sein, das Gegenteil wird wenigstens nicht erwähnt. Bei der Bildung des Endosperms findet aber nicht zunächst freie Kernbildung statt, sondern es bildet sich eine Querwand zwischen den beiden Tochterkernen der ersten Teilung des Endospermkerns. Diese Querwand ist sehr dünn und kann leicht übersehen werden, scheint aber bei allen *Nymphaeaceen* vorzukommen. COOK fand sie bei *Castalia odorata*, *Nymphaea advena*, *Cabomba piauhiensis* und *Brasenia purpurea*, während YORK sie bei *Nelumbo lutea* nachwies. Durch diese Querwand wird nun der Embryosack in eine obere, die Eizelle, und in eine untere, die Antipoden enthaltende Hälfte zerlegt. Nur in der oberen Hälfte bildet sich Endosperm durch weitere Zellteilung aus, die untere Hälfte wächst zu einem bisweilen sehr großen Haustorium aus. Bei *Nymphaea* ist dieses Haustorium ein zylindrischer Schlauch, welcher fast bis zur Basis des Nucellus vordringt, bei *Castalia* ebenfalls, aber meist kürzer und enger, bei *Castalia ampla* bleibt es sehr kurz und sackartig. Bei *Brasenia purpurea* und *Cabomba piauhiensis* ist das Haustorium sehr lang, schlauchförmig, bei *Nelumbo lutea* ist es unregelmäßig geformt. Bisweilen kann Endospermbildung ohne Befruchtung stattfinden. Die Embryonen können bei den *Nymphaeaceen* mit oder ohne Suspensor entstehen; bei *Nymphaea* entsteht der Embryo ohne Suspensor und bildet später einen latenten Suspensor; bei *Castalia* entsteht der Embryo mit oder ohne fadenförmigem Suspensor, die Embryonen von *Cabomba* und *Brasenia* haben kurze fadenförmige Suspensoren, und *Nelumbo* hat keinen oder einen sehr kurzen latenten Suspensor.

Nähere Untersuchungen an *Castalia odorata* und *Nymphaea advena* bestätigten die Angaben COOKS und andere über den Ursprung der Kotyledonen nach der von LYON beschriebenen Weise. Der Umstand, daß also die Kotyledonen einen Ringwall bilden, der sich später gabelt, bringt COOK dazu, mit LYON die *Nymphaeaceen* als Monokotylen zu betrachten, meines Erachtens liegt nur eine frühzeitige Verwachsung der zwei Kotyledonen, nicht ein einziger gespaltener Kotyledon vor.

Betrachten wir jetzt die

Ceratophyllaceae,

von denen ENGLER mit Recht sagt, daß sie, wie alle Pflanzen mit einfachem Blütenbau und vorzugsweise durch die eigentümliche Lebensweise bedingter Tracht, schwer im System unterzubringen sind, die aber ganz zweifellos durch ihre mehrblätterige Blütenhülle, ihre zahlreichen

Staubgefäße auf konvexer Achse und ihre freien Karpelle mit den Ranales übereinstimmen und von ASA GRAY sehr passend, auf Grund der embryologischen Untersuchungen BROGNIARTS, mit den *Nymphaeaceen* verglichen wurden.

Zu den *Ceratophyllaceen* gehört nur eine Gattung, *Ceratophyllum*, welche außer in den arktischen und antarktischen Gebieten fast überall in stehenden Gewässern anzutreffen ist, sogar in Australien und auf den Fidji-Inseln nicht fehlt. Am bekanntesten sind *C. submersum* L. mit ungeflügelten und am Grunde stachellosen und *C. demersum* L. mit am Grunde 2-stacheligen Früchten; seltener ist *C. platyacanthum*, durch breitere Grundstacheln und seitliche gezähnte Flügel an den Früchten ausgezeichnet. Die *Ceratophyllen* sind untergetauchte Pflanzen, mit vielgliederigen Quirlen von durchscheinenden, im Alter knorpeligen, doppelt oder mehrfach gabeligen Blättern, mit linealischen, an der Außenseite entfernt gezähnten Abschnitten, die vielfach, aber unregelmäßig verzweigt sind. Bei der Keimung bleiben die Spitzen der Kotyledonen in der durch die Stacheln im Schlamm verankerten Frucht stecken,

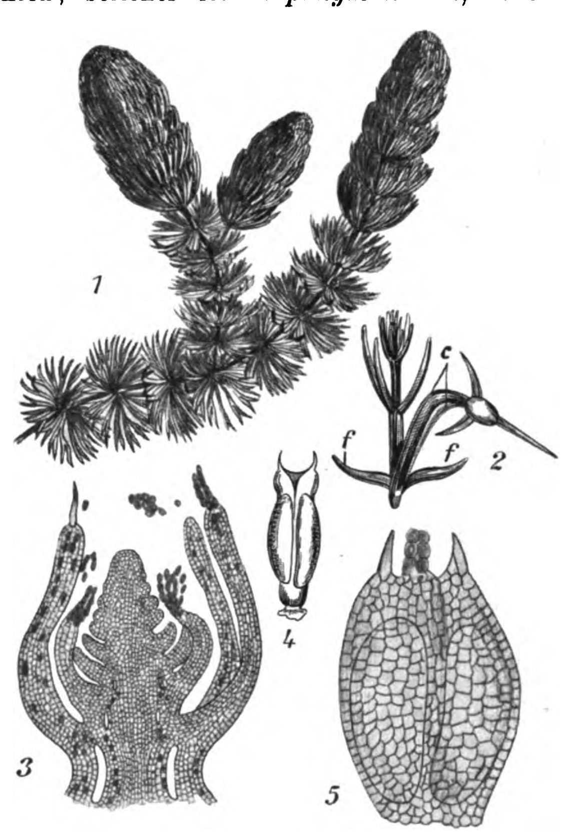


Fig. 410. Ceratophyllum demersum. 1 Habitus, nach BAILLON. 2 Keimung der Frucht, nach EICHLER. c Kotyledonen, f das unterste mit den Kotyledonen gekreuzte Blattpaar. 3 Längsschnitt des Vegetationspunktes mit Schleimhaaren (Myriophyllinzotten) von C. submersum, nach STRASBURGER. 4 Einzelnes Staubblatt von C. demersum, nach ENGLER. 5 Reifendes Staubblatt von C. submersum, nach STRASBURGER.

während im unteren Teile die Keimblätter mit Hypokotyl und Plumula nach unten biegen. Die Plumula zeigt schon im Samen 2, mit den Kotyledonen gekreuzt stehende linealische Blätter; nach der Keimung bildet sich ein Quirl von 3 linealischen Blättern, in den folgenden Quirlen nimmt die Zahl der Blätter zu, und diese verzweigen sich. Sehr bald schwimmen die Pflanzen frei im Wasser und zeigen keine Wurzelentwickelung.

FR. LUDWIG schildert die Blütenverhältnisse und die Bestäubung (vide STRASBURGER, Ein Beitrag zur Kenntnis von Ceratophyllum submersum etc., Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 37, p. 478) im wesentlichen wie folgt:

♂ und ♀ Blüten stehen kaum gestielt in verschiedenen Blattwirteln durcheinander. Die ♀ Blüte zeigt einen ovalen Fruchtknoten mit einem

den Kelch um das 4—5-fache überragenden, hakig nach unten gekrümmten Griffel. Dieser Kelch besteht nach Engler aus 9—10 grünlichen, am Grunde vereinigten Blättchen. Die ganze Unterseite dieses Griffels sondert Klebstoff aus und fungiert als Narbe.

Die ♂ Blüte (deren Kelch, nach Engler, aus etwa 12 lineallanzettlichen, mit kleinen Spitzchen versehenen, weißlichen, ebenfalls am Grunde vereinigten Blättern besteht) enthält 12—16 sehr kurz gestielte, pollenreiche Staubblätter. Diese weisen im unteren Teile zwei sich seitlich öffnende Pollenkammern, oben ein lufthaltiges Gewebe auf. Letzteres macht das ganze Staubblatt spezifisch leichter als Wasser und fungiert daher als Auftrieb. Den rundlichen oder länglichen Pollenkörnern kommt andererseits dasselbe spezifische Gewicht wie dem Wasser zu. Sie entbehren der Exine. Zur Zeit der Dehiszenz werden die Staubgefäße aus der starren Hülle herausgepreßt, schwimmen unter Wirkung des Auftriebes nach oben und erfüllen längs des ganzen Weges das Wasser mit den Pollenkörnern, die hierbei, wie bei den spontanen Bewegungen des *Ceratophyllum*, an die klebrige Narbe gelangen.

Nach den vorhandenen Bildern zu urteilen, sagt Strasburger, verhält sich das von mir untersuchte *C. submersum* nicht anders als das *C. demersum*, auf welches sich die bisherigen Beobachtungen über Bestäubung fast ausschließlich beziehen. Die Anlage der Blüten erfolgt in nächster Nähe der Vegetationspunkte zugleich mit der Anlage neuer Sprosse, und die weibliche Blüte wird an dem noch unfertigen Knoten empfängnisreif. Erst an etwas älteren Knoten der nämlichen Sprosse kommen die Staubblätter der männlichen Blüten nacheinander zur Reife. Gegenüber Klercker, die zwei Fruchtblätter für den Fruchtknoten annahm, weist Strasburger aus der Entwickelungsgeschichte der ♀ Blüte nach, daß der Vegetationskegel in der Bildung des einzigen Fruchtblattes ganz aufgebraucht wird. Es liegt nur ein median orientiertes vorderes Fruchtblatt vor, dessen Griffel kommissural gefördert wird und das an seiner Bauchnaht das einzige hängende Ovulum trägt. Der Pollen entbehrt nicht, wie Ludwig meinte, der Exine, sondern der Intine. Die Vorgänge im Embryosack sind normal, die Endospermbildung wie bei den *Nymphaeaceen*, d. h. also nur im oberen Teile des Embryosackes, während die untere Hälfte zu einem Haustorium auswächst. Der Griffel des Fruchtknotens ist rinnenförmig und so orientiert, daß der abwärts sinkende Pollen, welcher im Gegensatz zu Ludwigs Meinung spezifisch etwas schwerer als Wasser ist, an ihm abwärts gleiten und bis zu der Stelle gelangen muß, von der aus er seinen Schlauch treibt.

Auffallend ist die Uebereinstimmung in der Entwickelung des Embryos mit dem von *Nelumbo*, deren Deutung als monokotyl von Strasburger mit Recht zurückgewiesen wird; es liegt nur eine schwache einseitige Verschiebung der beiden Kotyledonen am Keim und deren teilweise Verschmelzung an der Basis in der Richtung der Verschiebung vor.

Die *Ceratophyllaceen* sind wohl als abgeleitete *Nymphaeaceen* zu betrachten, *Cambomba*, welche nur kurz vor der Blütenbildung Schwimmblätter, sonst aber nur geteilte Wasserblätter bildet, zeigt, wie leicht sich eine Pflanze vom Habitus eines *Ceratophyllum* von einer *Cabomba*-ähnlichen *Nymphaeacee* ableiten läßt.

Damit haben wir die *Ranales* besprochen und haben gesehen, wie viele monokotylenähnliche Eigenschaften bei ihnen auftreten, wie z. B. bei den *Berberidaceen* 3-gliedrige zyklische Anordnung den Typus darstellt, wie aber auch bei den *Helleboreen* 3-Gliedrigkeit oft eintritt, eine Folge der Leichtigkeit, womit die $^2/_5$-Stellung in eine 3-gliedrige übergeht, wie das z. B. die Blüte von *Trollius* zeigt. Der Umstand weiter,

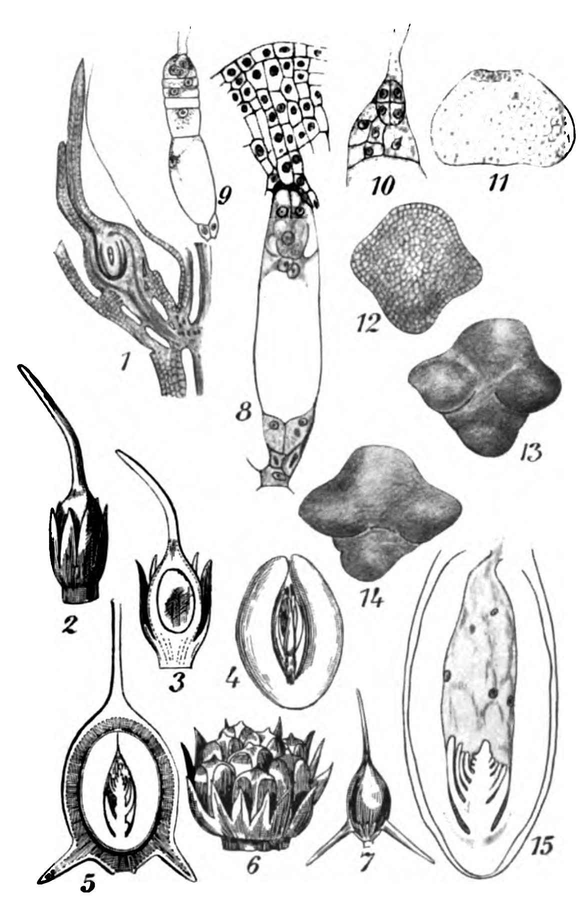


Fig. 411. **Ceratophyllum submersum**, nach STRASBURGER, ausgenommen Fig. 2—7, welche C. demersum angehören und BAILLON entliehen sind. 1 Medianer Längsschnitt durch die empfängnisfähige ♀ Blüte. 2 ♀ Blüte. 3 Selbige halbiert. 4 Embryo mit den großen Kotyledonen und der stark entwickelten Plumula. 5 Längsschnitt der Frucht. 6 ♂ Blüte. 7 Frucht. 8 Empfängnisfähiger Embryosack. 9 Der Embryosack in eine obere und untere Hälfte geteilt (wie bei den Nymphaeaceen), im oberen Teile Endosperm gebildet, der untere Teil zu einem Haustorium, an dessen Spitze die Antipoden noch kenntlich sind, ausgewachsen. 10 Embryo im Endosperm. 11, 12 Weitere Stadien des Embryos. 13, 14 Ganzer Embryo, von entgegengesetzten Seiten gesehen; bei 13 die Kotyledonen getrennt, bei 14 fast ganz verwachsen. 15 Reifer Embryo im Längsschnitt.

daß monokotylenähnliche Gefäßbündelstellung sehr oft auftritt und daß Monokotylie selber durch Verschmelzung, wie bei *Ficaria* und anfänglich auch bei *Nelumbo*, auftritt, bewirkt, daß wir allen Grund haben, den Rest der Monokotylen hier anzuschließen. Ich möchte deren Ursprung aber nicht mit HALLIER in den *Lardizabaleen* oder *Berberidopsis*-artigen *Berberidaceen* suchen, sondern weiter zurück in die *Proranales* verlegen.

Zweiundzwanzigste Vorlesung.

Ursprung der Monokotylen.

Die erste, die, wie wir sahen, eine gut ausgearbeitete Theorie des Ursprungs der Monokotylen aus den Dikotylen aufstellte, war Miss SARGANT (Annals of Botany, 1903, p. 1, A Theory of the Origin of Monocotyledons founded on the Structure of their Seedlings), und es ist hier gewiß der Ort, diese wichtige Theorie etwas eingehender zu behandeln als bis jetzt geschehen konnte. Diese Aufgabe wird uns leicht gemacht durch den Umstand, daß Miss SARGANT in ihrer „Reconstruction of a Race of primitive Angiosperms", Ann. of Bot., 1908, p. 121—183, eine vorzügliche Uebersicht über den Stand der Frage gegeben hat, der folgendes entliehen ist. Miss SARGANT fängt an mit einer Erörterung der Frage, ob die *Angiospermen* eine poly- oder eine monophyletische Gruppe sind, und entschließt sich in Hinsicht auf die vielen den Mono- und Dikotylen gemeinsamen Merkmale, wie die ähnlichen Blüten, die beiden Gruppen gemeinsamen Karpelle, die Keimung des Embryosackes, die doppelte Befruchtung, alles Merkmale, welche nur den *Angiospermen* und keiner anderen Pflanzengruppe zukommen, zu einem monophyletischen Ursprung der *Angiospermen*. Sie sagt: „To sum up, the germination of the embryosac and the history of the endosperm isolate Monocotyledons and Dicotyledons from all other plants. The only adequate explanation of the identity of two processes so complicated in two separate races is inheritance of these features from an ancestor common to both. The alternative explanation is independent evolution of both members along distinct lines of descent, and to attain identity in that way would require a series of coincidences so improbable as to be inconceivable.

The argument from these two features is very much stronger than the similar argument founded on the identity of the carpels in both classes, since the coincidences in structure are more numerous and more striking. The value of both arguments is much increased when they are considered together."

Sie entscheidet sich weiter für die Annahme, daß die Blüte der primitiven *Angiospermen* vollständig gewesen ist, etwa wie die von *Magnolia*, und daß unisexuelle Blüten aus hermaphroditen entstanden sind.

Sie hält also die primitive *Angiospermen*-Rasse, aus der sowohl die jetzigen Dikotylen wie die Monokotylen entstanden sind, für eine Pflanze mit einer Blüte, welche der von *Magnolia* oder *Liriodendron* ähnlich

war, mit einer ♂ x-Generation, repräsentiert durch 3 Kerne im Pollenschlauch, und mit einer ♀ x-Generation, welche vor der Befruchtung aus 6 Zellen und 2 freien Kernen bestand, die in charakteristischer Weise im Embryosack angeordnet waren. Wie wir hält sie also den Embryosack von *Peperomia*, den *Pennaeaceen* etc. für abgeleitet. Diese primitiven *Angiospermen* bildeten weiter ihr Endosperm nach der Befruchtung infolge einer Fusion dreier Kerne, nämlich der zwei freien, schon im Embryosack vorhandenen, mit einem hineingetretenen ♂ Kern. Alle Kerne des Endosperms hatten demnach eine höhere Chromosomenzahl als die der 2x-Generation.

Dann schreitet sie zur weiteren Rekonstruktion dieser primitiven *Angiospermen*-Rasse, sie fragt sich zunächst, in welcher Hinsicht Monokotylen und Dikotylen am meisten verschieden sind, und antwortet: 1) in der Anatomie des erwachsenen Stengels, 2) in der Zahl der Kotyledonen. Glichen nun, fragt sie sich, die primitiven *Angiospermen* in diesen Hinsichten mehr den jetzigen Dikotylen oder den jetzigen Monokotylen?

Sie bemerkt dann, daß die zahlreichen Verschiedenheiten, welche, in Details gehend, die Stengelstruktur von Monokotylen einerseits und Dikotylen andererseits aufweisen, direkt oder indirekt auf das Vorhandensein oder Fehlen eines aktiven Kambiums zurückzuführen sind. Das Vorhandensein eines solchen Kambiums verbürgt einen einzigen Kreis von Blattbündeln, die Persistenz ihrer kollateralen Struktur und ihre uniforme Orientierung. Das zeigen solche Dikotyledonen, bei denen die Kambiumtätigkeit erloschen, in deutlichster Weise. Bei solchen Formen finden wir, wie Holm an *Podophylleen* nachwies, nicht nur die zerstreute Anordnung der Gefäßbündel, sondern auch bisweilen amphivasale Struktur, welche, wie Quéva zeigte, bei *Gloriosa* entsteht durch die Anastomose benachbarter tordierter kollateraler Bündel, was natürlich nicht vorkommen kann, wenn ein Kambiumring die Phloemteile der in einem Kreise liegenden Bündel nach außen, die Xylemteile nach innen hält. Da nun bei fast allen Dikotylen aktives Kambium, ein solches aber bei keiner einzigen Monokotyle angetroffen wird, so konzentriert sich die ganze Sache in der Frage, ob die primitiven *Angiospermen* ein Kambium besaßen oder nicht. Da wir nun bei vielen fossilen *Pteridophyten* und bei fast allen recenten *Gymnospermen* ein Kambium antreffen, so steht jedenfalls fest, daß dieses viel älter ist als Angiospermie, und daß diese Eigenschaft also von den primitiven *Angiospermen* wahrscheinlich ererbt wurde, gleichgültig aus welcher Gruppe von *Gymnospermen* oder *Pteridophyten* sie hervorgegangen sein mögen. Für den Umstand, daß Vorhandensein eines Kambiums, wie es jetzt die Dikotylen zeigen, ein älterer Zustand ist als dessen Fehlen, wie wir dies bei den jetzigen Monokotylen finden, spricht auch die Erfahrung, daß die Struktur des primären Stengels der Dikotylen dieselbe ist wie die des erwachsenen Stengels und keine Monokotylen-Eigenschaften zeigt, hingegen bei den Monokotylen die charakteristische Stammstruktur erst allmählich im älteren Stamme erreicht wird, und daß oft noch Reste einer ehemaligen Dikotylenstruktur, sei es in der Anordnung der Bündel in einem Kreise, sei es in Kambiumresten oder in beiden Eigenschaften zusammen, nachweisbar sind.

So sind die Bündel der Sämlingsinternodien kollateral, enthalten oft Spuren eines Kambiums, liegen bei solchen Formen, bei denen ihre Anordnung genügend deutlich ist, d. h. bei den allerdings seltenen Formen, bei denen die ersten Internodien gut entwickelt sind, wie

JEFFREY nachwies, gewöhnlich in einem einzigen Kreis und sind wie bei den Dikotylen orientiert, zeigen sogar bisweilen ein kurzlebiges Kambium. Miss ANDERSSOHN fand Kambium bei 13 Arten von monokotylen Sämlingen, unter anderen bei *Zea, Typha, Lilium* und *Dracaena*, Miss SARGANT bei 10 Arten, die zu 8 Gattungen gehören, am schönsten im Hypokotyl von *Yucca arborescens*, weiter in derselben Region bei *Yucca gloriosa* und *Y. aloifolia*, in den Kotyledonarbündeln von *Mila, Dipcadi, Galtonia, Albuca* und *Fritillaria* und in den 1. und 2. Blättern von *Elettaria* und *Musa*. In allen diesen Fällen schwindet das Kambium sehr bald, aber QUÉVA zeigte, daß in den Knollen von *Gloriosa superba* ein sehr aktives Dickenwachstum verursachendes Kambium vorkommt. In dieser schon 1899 erschienenen Arbeit sagt denn auch QUÉVA: „Das Vorhandensein einer Kambiumzone in den Bündeln gewisser Monokotyledonen zeigt, daß wir sie logisch als von primitiveren Dikotyledonen durch frühen Verlust des Kambiums und Vermehrung der Zahl der aus jedem Blatte eintretenden Bündel abgeleitet betrachten dürfen."

Infolgedessen müssen wir also mit Miss SARGANT annehmen, daß die primitiven *Angiospermen* ein Kambium hatten und in dieser Hinsicht dikotylenartig waren.

Wie stand es nun mit der Zahl ihrer Kotyledonen? Keine einzige bekannte Monokotyle hat zwei Kotyledonen. Gewisse Dikotylen hingegen haben nur einen, ihre Zahl aber ist gering, Miss SARGANT konnte nur etwa 40 Fälle aus den Familien der *Ranunculaceae, Fumariaceae, Umbelliferae, Primulaceae, Lentibulariaceae, Nyctaginiaceae* und *Piperaceae* (die *Peperomia*-Arten HILLS) ausfindig machen. Vergleicht man die *Angiospermen* mit anderen Gruppen, so finden wir nur unter den *Gymnospermen* Kotyledonen, welche denen der *Angiospermen* zweifellos homolog sind. Unter diesen *Gymnospermen* haben die *Cycadeae*, die *Bennettiteae*, die *Gnetaceae, Ginkgo*, die *Cupressineae* und die *Taxaceae* zwei Kotyledonen, die *Araucarieae* 2—4, und die meisten *Abietineae* und *Taxodineae* mehr, öfters viel mehr als zwei. Die polykotylen *Gymnospermen* sind nun nach HILL und DE FRAINE wahrscheinlich durch Spaltung aus dikotylen *Gymnospermen* hervorgegangen. *Gymnospermen* mit nur einem Kotyledon gibt es nicht, mit der möglichen Ausnahme von *Ceratozamia*, von der EICHLER in E. u. P., p. 17 sagt: „Während bei *Ceratozamia* und zuweilen auch bei anderen nur ein einziger Kotyledon vorliegt." Bei *Macrozamia spiralis* gibt v. TIEGHEM bald 1, bald 2 oder auch 3 Kotyledonen an.

Daraus folgt aber, daß es wohl am wahrscheinlichsten ist, daß die primitiven *Angiospermen* zwei Kotyledonen von ihren Ahnen ererbt haben.

Inwieweit liefert die Embryologie der *Angiospermen* Anhaltspunkte für diese Meinung?

Vergleichen wir dazu einen Embryo von *Capsella* (siehe S. 416) mit einem von *Alisma* (oder *Sagittaria*, S. 415, sowie später bei den *Alismataceen*), so sehen wir, daß in beiden Fällen die Kotyledonen resp. der Kotyledon die zuerst angelegten permanenten Organe im Proembryo sind. Plumula und Radicula, die Vegetationspunkte von Stamm und Wurzel, erscheinen später. Das ist mit wenigen Ausnahmen sowohl bei Dikotylen wie bei Monokotylen die übliche Reihenfolge. Von einer so abnormen Form wie *Cuscuta* abgesehen, finden sich nur Ausnahmen unter den *Papaveraceen*, indem bei *Roemeria refracta* und *Hypecoum procumbens* der Vegetationspunkt des Stengels zu gleicher Zeit mit den Kotyledonen erscheint oder sogar etwas früher.

In beiden Fällen vergrößert sich das freie Ende des Embryos. Bei *Capsella* gabelt es sich zur Bildung der beiden Kotyledonen, bei *Alisma* oder *Sagittaria* ist das Ganze zum einzigen Kotyledon umgebildet. Der Vegetationspunkt der Wurzel erscheint, in gleicher Weise bei Monokotylen wie Dikotylen, am anderen Ende des Embryos, diesen vom Suspensor trennend.

Die Vegetationsspitze des Stammes erscheint bei *Capsella* zwischen den Kotyledonen, bei *Alisma* aber seitlich am Proembryo gerade unterhalb des einzigen Kotyledons.

Spricht dies nun für oder gegen die Auffassung, daß die primitive *Angiosperme* 2 Kotyledonen gehabt hat?

Die einfachste Interpretierung ist selbstverständlich, daß die einfache Kotyledonaranlage der *Angiospermen* bei Monokotylen ungeteilt bleibt, bei Dikotylen aber sich teilt, und daß der monokotyle Zustand also der ursprünglichere sei.

Die Hauptschwierigkeit in der Annahme dieser Lösung ist der Umstand, daß der Kotyledon von *Alisma* oder *Sagittaria* z. B. allem Anschein nach eine terminale Bildung ist. Falls dies der ursprüngliche Zustand sein sollte, müssen die beiden Kotyledonen von *Capsella* als Spaltungsprodukte eines terminalen Gliedes betrachtet werden. Das typische Blatt aber wird lateral am Vegetationspunkte einer Achse angelegt. Der Rest des Vegetationspunktes bildet unter stetiger Selbsterneuerung andere laterale Glieder. Kann nun, sagt Miss SARGANT, ein Glied vom ganzen Vegetationspunkte gebildet, d. h. also, der Endpunkt einer Achse, welche dann aufhört neue Glieder zu bilden, als ein wirkliches Blatt betrachtet werden? Viele Morphologen meinen, daß dies nicht angeht. Wenn wir annehmen, daß der Proembryo eine Achse besitzt, so läßt sich nicht leugnen, daß die einzige Kotyledonaranlage der Monokotylen oder die zweispaltige Anlage, welche das Kotyledonarpaar der Dikotylen darstellt, zeitweilig allem Anscheine nach terminal ist. Deswegen meinen gewisse Botaniker, daß die Kotyledonen keine wirklichen Blätter sind. Von einigen unter ihnen wird noch die Blattnatur der Kotyledonen der Dikotylen zugegeben, indem sie deren pseudoterminale Stellung auf eine Hemmung in der Ausbildung des Stengelvegetationspunktes zurückführen, aber alle Anhänger dieser Schule sind darin einig, daß der Kotyledon der Monokotylen kein Blatt sein kann. Konsequenter ist es dann gewiß, mit LYON anzunehmen, daß weder bei den Mono- noch bei den Dikotylen die Kotyledonen Blätter sind, sondern Organe sui generis, die vielleicht vom Fuß des Embryos der Gefäßkryptogamen herzuleiten und homolog mit dem Saugorgan der Keimlinge vom *Gnetum* und *Welwitschia* sind. Die Blattähnlichkeit der Kotylen stammt dieser Meinung nach also nicht von deren Blattnatur her, sondern wird deren Anpassung an die Funktion von Blättern zugeschrieben.

Jedoch zeigt die anatomische Struktur der grünen Kotyledonen eine auffallende Aehnlichkeit mit der von echten Blättern. So fand RAMALEY identische Struktur in Epidermis, Spaltöffnungen, Palisaden- und Schwammparenchym und in den Details der Gefäßbündel. SCHLICKUM kam nach einer sorgfältigen Vergleichung von Kotyledon und erstem Blatte der Monokotylen zu der Auffassung, daß beide homolog sind, und wenn man dagegen auch einwenden kann, daß, was man bis jetzt für das erste Blatt der Monokotylen gehalten hat, sich eventuell als Kotyledon auffassen ließe, so folgt doch aus den Beobachtungen von Miss SARGANT und Miss BERRIDGE, daß auch bei Dikotylen eine auffallende

Strukturähnlichkeit zwischen den Kotyledonen und den ersten Blättern besteht.

Das macht es entschieden sehr schwer anzunehmen, daß den Kotyledonen Blattnatur abgehen soll. Falls wir die Blattnatur annehmen, und es scheint mir in Uebereinstimmung mit Miss SARGANT, daß wir dazu gezwungen sind, müssen wir logischerweise eine der folgenden zwei Möglichkeiten annehmen, entweder, daß ein Blatt terminal entstehen kann, oder aber, daß der scheinbare terminale Kotyledon von einem lateralen Gliede hergeleitet werden kann. Daß der terminale Kotyledon von *Alisma* nicht ursprünglich terminal war, sondern durch Hemmung der Anlage des Vegetationspunktes des Stengels terminale Stellung angenommen hat, ist wahrscheinlich, wenn man beachtet, daß bei den monokotylen Familien der *Commelinaceae* und *Dioscoraceae* der Kotyledon lateral und der Stengelvegetationspunkt terminal angelegt wird. Bei *Tamus* (*Dioscoraceae*) biegt sich aber der Kotyledon nachträglich über den wenig entwickelten Stengelvegetationspunkt und scheint dadurch terminal zu sein. Auch spricht dafür der Umstand, daß bei *Pistia* auch die ersten 7 oder 8 Laubblätter angelegt werden, bevor ein Stengelvegetationspunkt vorhanden ist, und daß alle scheinbar terminal stehen. Dennoch zweifelt niemand an der Blattnatur dieser 7 oder 8 Blätter.

Wir dürfen deswegen wohl annehmen, daß die scheinbar terminale Stellung des Kotyledons von *Alisma* eine Folge einer Hemmung der Stengelbildung ist, und daß diese Stellung entstand, weil dort der meiste Platz für die sich innerhalb das Embryosackes befindlichen Organe vorhanden war.

Wir haben also 3 Hypothesen untersucht, welche die terminale Stellung des Kotyledons von *Alisma* und der meisten Monokotylen erklären wollen:

1) daß er ein terminales Glied und kein Blatt ist, sondern z. B. gebildet aus dem Fuße des Embryos der Gefäßkryptogamen,
2) daß er ein terminales Glied ist, und daß also die Stellung der ersten Blätter zeigt, daß diese ursprünglich terminal gewesen sind, was z. B. bei der Auffassung einer Homologie von Blatt und Stengel nicht unmöglich ist,
3) daß er ein laterales Glied ist, welches durch Ursachen, die wir noch nicht ganz verstehen, zu einer terminalen Stellung gezwungen wird.

Von diesen drei Möglichkeiten scheint die letztere, zumal in Hinsicht auf die laterale Lage des Kotyledons bei den Monokotylenfamilien der *Commelinaceen* und *Dioscoraceen*, am wahrscheinlichsten.

Wenn wir dies nun annehmen, so fragt es sich, welchen Einfluß dies auf unsere Frage nach der Zahl der Kotyledonen der primitiven *Angiospermen* hat. Falls der einzige Kotyledon der ancestralen Monokotylen lateral war, müssen wir uns fragen, ob er von einem einzigen lateralen Kotyledon der primitiven *Angiospermen* herrührt. Falls dies der Fall sein sollte, müssen die zwei Kotyledonen der Dikotylen entstanden sein durch Spaltung eines einzigen lateralen Gliedes oder durch Hinzufügung eines zweiten Kotyledons zu dem bereits vorhandenen. Die letztere Möglichkeit ist offenbar unwahrscheinlich, die erstere ist der Ueberlegung wert, da z. B. die Anlage der Kotyledonen bei *Nelumbo* in dieser Weise sich erklären ließe.

Andererseits muß, falls die primitiven *Angiospermen* zwei Kotyledonen hatten und der einzige Kotyledon der Monokotylen lateral ist,

dieser letztere durch Abort des zweiten Kotyledons oder durch Fusion der beiden Kotyledonen der primitiven *Angiospermen* entstanden sein. Nehmen wir hingegen mit WORSDELL (Report British Assoc. 1908, Dublin meeting, p. 912) an, daß die Kotyledonen ursprünglich terminal waren, dann liegt es auf der Hand anzunehmen, daß ein einfacher Kotyledon wie der von *Alisma* primitiv war, und daß der dikotyle Zustand durch Spaltung dieser Anlage aus der monokotylen entstanden ist.

Wir halten nun, wie gesagt, die Meinung, daß die Kotyledonen laterale Bildungen sind, für die wahrscheinlichste und wollen nun einmal sehen, ob sich Argumente für die Dikotyledonie oder für die Monokotyledonie der ursprünglichen *Angiospermen* erbringen lassen.

Da liegt es auf der Hand, zu fragen, wie es mit denjenigen Dikotylen steht, welche nur ein Keimblatt bilden. Von diesen untersuchte SCHMID (Bot. Ztg. 1902) *Ranunculus Ficaria, Corydalis cava* und *Carum bulbocastanum*.

Zeigt hier vielleicht die Entwickelung, ob dieser Kotyledon durch Fusion zweier oder durch Unterdrückung des anderen Kotyledons entstanden ist?

Nach SCHMIDs Meinung ist der eine Kotyledon unterdrückt, nach STERCKS Auffassung (bei *Ficaria*) durch Fusion entstanden, zugegeben muß aber werden, daß dies nur Annahmen sind und nichts in der Entwickelung des Embryos der oben genannten 3 pseudomonokotylen Genera die Entscheidung über diese beiden Meinungen erlaubt; die Tatsachen lassen beide Annahmen zu.

Wenn wir also das bis jetzt Gesagte resumieren, so erhalten wir:

1) Vergleich mit den *Gymnospermen* spricht für die Annahme, daß die primitiven *Angiospermen* dikotyl waren,
2) die Embryologie innerhalb des Embryosacks hat uns nicht dazu geholfen, für oder gegen diese Annahme Stellung zu nehmen.

Es fragt sich nun, ob die spätere Embryologie, die Keimung, uns vielleicht Aufschluß geben kann.

Jeder Keimling durchläuft eine Periode, in welcher er tatsächlich, da die Plumula noch sehr klein ist, aus den Kotyledonen, dem Hypokotyl und der primären Wurzel besteht. In diesem Stadium differenziert sich das Gefäßbündelsystem, an welchem also zunächst die Plumulabündel keinen Teil nehmen.

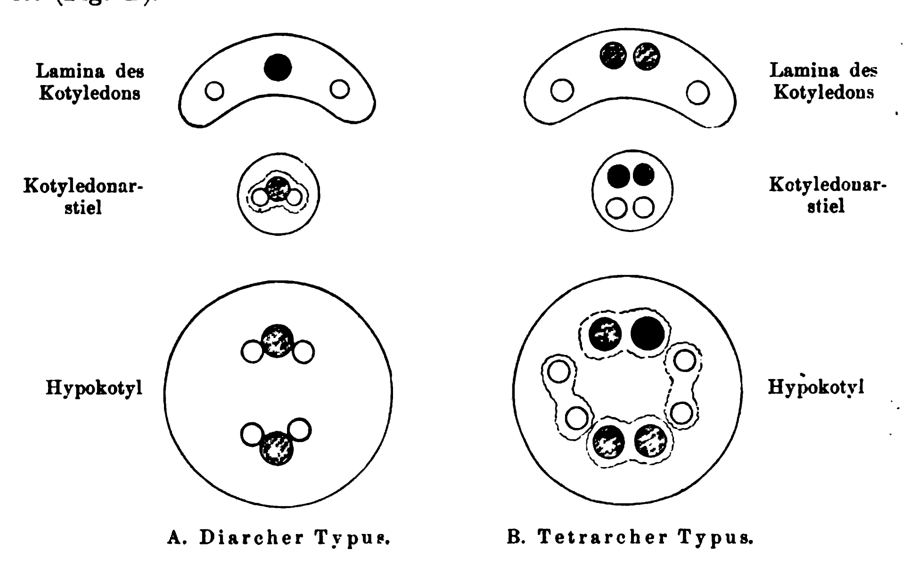
Dieses primäre Gefäßbündelsystem ist natürlich sehr einfach, aber doch mehr variabel als man a priori meinen würde, und gewisse Typen sind charakteristisch für gewisse Genera oder gar ganze Familien. Einige dieser Typen sind offenbar von anderen hergeleitet. Ließe sich nun nachweisen, daß der primitivste Typus der Dikotylen derselbe ist wie der primitivste Typus der Monokotylen, so würde das zur Schlußfolgerung berechtigen, daß dieser Typus bei den primitiven *Angiospermen* vorhanden war. Nun hat sich gezeigt, daß ein gewisser Typus unter den Monokotylén, den Miss SARGANT für primitiv in dieser Gruppe hält (*Anamarrhena*), und ein gewisser Dikotylentypus, welchen TANSLEY und THOMAS für primitiv in dieser Gruppe halten, sich sehr ähnlich sehen. Daraus schließt Miss SARGANT, daß dieser Typus der Typus der primitiven *Angiospermen* gewesen ist. Das wichtige Resultat, falls diese Auffassung richtig ist, wäre dann aber, daß die Sämlingsstruktur der primitiven Monokotylen bilateral symmetrisch ist wie die der primitiven Dikotylen, und es deswegen auf der Hand liegt, daß diese bilaterale Symmetrie auch den primitiven *Angiospermen* zukam, diese mit anderen Worten

dikotyl gewesen sind, denn die Symmetrie des Gefäßbündelsystems des Dikotylensämlings rührt daher, daß jeder Kotyledon eine Hälfte desselben liefert. Wir müssen nun sehen, ob diese Meinung von den Tatsachen gestützt wird.

Bis jetzt sind unter den Dikotylen nur 2 bestimmte Typen von Sämlinggefäßbündelsystemen angetroffen worden, nämlich der tetrarche und der diarche Typus.

Beim diarchen Typus finden wir im Kotyledon 3 Stränge, einen Mittelnerven und zwei laterale Nerven. Diese nähern sich im Petiolus, verschmelzen dort miteinander, so daß ein (zusammengesetztes) Gefäßbündel von jedem Kotyledon in das Hypokotyl eintritt, welches infolgedessen diarch ist (Fig. A).

Beim tetrarchen Typus finden wir im Kotyledon 4 Stränge, nämlich 2 im Mittelnerv und 2 laterale. Diese bleiben im Petiolus getrennt und treten getrennt in das Hypokotyl ein, das also 8 Bündel erhält. Dort fusionieren die 2 Bündel eines jeden Mittelnerven und die linken und rechten lateralen Nerven miteinander, so daß das Hypokotyl tetrarch ist (Fig. B).



A. Diarcher Typus. B. Tetrarcher Typus.

Es ist deutlich, daß also die bilaterale Symmetrie des Gefäßbündelsystems im Hypokotyl daher rührt, daß jeder Kotyledon die Hälfte desselben liefert. Welcher von beiden, der tetrarche oder der diarche Typus, aber primitiv ist, läßt sich nicht ohne weiteres sagen. Da jedoch die Hypokotylstruktur bei primitiven *Gymnospermen* tetrarch war, so spricht manches für die Annahme, daß der tetrarche Typus der primitivere ist; aber auch wenn der diarche der ältere war, so bleibt doch die Tatsache, daß das Gefäßbündelsystem des Dikotylenhypokotyls bilateral symmetrisch ist, eben weil 2 Kotylen vorhanden sind.

Bei den Monokotylen ist die Variabilität des Gefäßbündelsystems in dem oft sehr kurzlebigen Hypokotyl (Hypokotyl und primäre Wurzel gehen bekanntlich bei den Monokotylen bald zugrunde) viel größer als bei den Dikotylen. Der beste Weg war deshalb zuzusehen, ob eine Untersuchung möglichst vieler Genera einer Familie einen Typus zu-

tage fördern würde, der innerhalb jener Familie als primitiv, als der zentrale Typus betrachtet werden könnte, von dem sich die anderen herleiten lassen. Das hat Miss SARGENT bei den *Liliaceen sensu ampl.* getan und als einen solchen primitiveren Typus *Anemarrhena*, eine Angehörige der *Asphodeleae*, herausgefunden. Dieser Typus könnte ihrer Meinung noch nicht nur für die *Liliaceen*, sondern vielleicht für alle Monokotyledonen als primitiv gelten.

Diese *Anemarrhena* hat nun in ihrem Kotyledon über dessen ganze Länge 2 Gefäßbündel, die in dem auf dem Querschnitt elliptischen Organ ungefähr in den Brennpunkten liegen. Diese treten in das ganz kurze Hypokotyl ein, dessen Gefäßbündelsystem also symmetrisch ist. Später, beim Uebergang zur Wurzel, wird die Anordnung durch Teilung von Xylem und Phloem tetrarch, was nach Miss SARGANT ebenfalls für die Ursprünglichkeit des tetrarchen Typus spricht. Das aber ist Nebensache; aus dem Umstande, daß das Hypokotyl bei *Anemarrhena* ein symmetrisches Gefäßbündelsystem hat, und daß die Symmetrie des Gefäßbündelsystems des Dikotylenhypokotyls seine Symmetrie der Anwesenheit zweier Kotyledonen verdankt, schließt Miss SARGANT, daß *Anemarrhena* diese Symmetrie ebenfalls dem Vorhandensein zweier Kotyledonen verdankt, und daß also der Kotyledon von *Anemarrhena* in der Tat ein Verwachsungsprodukt zweier Kotyledonen ist. Dies ist durch die beiden in ihm vorhandenen Bündel klar angedeutet.

Diesen Schluß nun halte ich nicht für den einzig möglichen, denn falls der Kotyledon von *Anemarrhena* ein einheitliches Organ mit zwei Gefäßbündeln wäre, so müßte dennoch das Gefäßbündelsystem des Hypokotyls symmetrisch sein, denn zwei Gefäßbündel liegen immer symmetrisch, auch wenn nie ein zweiter Kotyledon dagewesen war. Noch weniger zwingend als die Schlußfolgerung, daß *Anemarrhena* synkotyl ist, ist selbstverständlich die Ausdehnung dieser Hypothese über alle Monokotylen. Zwar meint Miss SARGANT ihre Hypothese dadurch stützen zu können, daß sich die anderen Gefäßbündeltypen der *Liliaceen* vom *Anemarrhena*-Typus herleiten lassen, aber es darf nicht vergessen werden, daß das alles doch — trotz höchster Anerkennung für die Untersuchungen und Darlegungen von Miss SARGANT — mehr oder weniger hypothetisch ist. Am Anfang ihrer Untersuchungen hat denn auch Miss SARGANT gemeint, daß das Gefäßbündelsystem des Monokotylenhypokotyls nicht symmetrisch war. Sie sagt wörtlich in New Phytogist, Vol. I, No. 5, p. 107:

„Während geraumer (some) Zeit fand ich, trotzdem ich gewisse embryonale Eigenschaften als gewissen Gruppen von Gattungen eigen erkannt hatte, keine Gefäßbündelanordnung, welche aus irgendeinem Grunde als primitiv betrachtet werden müßte, d. h. keine, von welcher der Grundplan mehrerer anderer Gruppen leicht hergeleitet werden könnte. Die ersten untersuchten Sämlinge waren solche von zwiebeltragenden Arten, *Lilium, Fritillaria, Allium* und anderen. Bei allen diesen Arten erscheint der Kotyledon frühzeitig lateral in bezug auf die folgenden Blätter. Ich lernte eine asymmetrische Gefäßbündelanordnung als charakteristisch für monokotyle Hypokotylen kennen und wurde vertraut mit den verschiedenen Weisen, nach welchen die lateralen Kotyledonarbündel übergingen zu einer zentralen und symmetrischen Wurzelstele."

„Das geschieht auf zwei Weisen: bei *Lilium* und anderen Gattungen der *Tulipeae* z. B. wechseln die Kotyledonarbündel selber von einer

asymmetrischen zu einer symmetrischen Anordnung, während sie in den Kotyledon sich abwärts begeben. Die *Allieae* hingegen brauchen die von der Plumula eintretenden Bündel, um die Asymmetrie der Wurzelstele herzustellen."

Bis dahin, als sie *Anemarrhena* noch nicht kannte, hielt Miss Sargant zwei Ansichten über den Ursprung des Monokotylengefäßbündelsystems für möglich. „Ein Kotyledon wie der von *Lilium* konnte betrachtet werden als ursprünglich terminal, aber bald von der kräftiger wachsenden Plumula beiseite gedrückt. Das würde für das höhere Alter der Monokotylen und die Ableitung der Dikotylen von Formen mit einem Keimblatte sprechen."

„Die Struktur von *Allium* aber ließ eine andere Erklärung zu. Dessen Kotyledon dürfte sowohl dem Ursprunge wie dem Anscheine nach lateral sein. Die zweite Hälfte der Wurzelstele konnte ursprünglich von einem zweiten, dem ersten opponierten Kotyledon geliefert worden sein. Es war leicht zu begreifen, wie in einem solchen Falle die Plumularbündel nach und nach die Bündel des allmählich schwindenden Kotyledons ersetzten."

Erstere Anschauung ist nun meines Erachtens wenig wahrscheinlich, weil erstens der Kotyledon der Monokotylen wohl eine Blattbildung und demnach lateral war, wie noch jetzt bei den *Commelinaceen* und *Dioscoraceen*, und weil gegen die Herleitung der Dikotylen von Monokotylen der Umstand spricht, daß der wesentliche Dikotylen-Charakter, zwei Kotyledonen und ein Kambiumring, schon bei den *Gymnospermen* vorhanden war.

Ich stimme Miss Sargant also vollkommen bei, daß der dikotyle Charakter der phylogenetisch ältere war, und es hat niemand mehr dazu beigetragen, um dieser Anschauung Anerkennung zu verschaffen, als eben Miss Sargant durch ihre schönen Untersuchungen. Darin aber, daß alle Monokotylen synkotyl sein sollen, kann ich Miss Sargant nicht beistimmen, meiner Anschauung nach sind die Monokotylen nicht monophyletisch, sondern wiederholt, und zwar wenigstens zweimal aus Dikotylen hervorgegangen, und dies kann geschehen sein:

a) durch Synkotylie (vielleicht *Anemarrhena*), wofür der Umstand spricht, daß Synkotylie bei Dikotylen bekannt ist,
b) durch Heterokotylie;
   α) ein Kotyledon entwickelt sich zu einem Saugorgan, der andere zu einem Assimilationsorgan (*Peperomia pr. p.*),
   β) ein Kotyledon wird stark reduziert, der andere zum Saugorgan (Epiblast und Scutellum der *Gramineen*),
   γ) ein Kotyledon entwickelt sich so stark zu einem assimilierenden Organ, daß er bisher für das erste Laubblatt gehalten wurde (vielleicht viele Monokotylen).

Von diesen Möglichkeiten scheinen mir b α und b β am besten nachgewiesen, ich gebe aber die Möglichkeit aller hier genannten Modi zu, ich glaube selbst, daß innerhalb einer Gruppe verschiedene Modi stattgefunden haben können, und erachte mich also nicht berechtigt, die Monokotylen monophyletisch anzuordnen, indem ich die Art und Weise, in welcher die Monokotylie entstand, als Ausgangspunkt nahm, sondern versuchte eine Anordnung nach anderen morphologischen Merkmalen herzustellen, welche mich dazu führte, die *Spadiciflorae* aus *Piperalen* herzuleiten, während ich *Helobieae* und *Liliiflorae* in den *Proranales* wurzeln lasse. Die Hauptsache von Miss Sargants Arbeit, die Herleitung der Monokotylen aus dikotylen Ahnen, akzeptiere ich demnach völlig.

Dreiundzwanzigste Vorlesung.

Die Monokotylen mit Ausnahme der Spadiciflorae.

I. Die Helobiae.

Die Monokotylen mit Ausnahme der *Spadiciflorae* lassen sich verhältnismäßig leicht einreihen; ich stehe fast ganz auf dem Standpunkt WETTSTEINS, wenn dieser sagt: „auf die Reihe der *Helobiae*, welche deutliche Anklänge an die *Polycarpicae* (resp. *Ranales*) aufweist, folgt zunächst die der *Liliiflorae*, welche jener nahesteht, in der der Monokotyledonentypus sozusagen am stärksten zur Ausprägung kam, und von der wir leicht die Mehrzahl der übrigen Reihen ableiten können. Extreme Anpassung an die Insektenbestäubung führte vom *Liliifloren*-Typus zu jenem der *Scitamineae* und *Gynandrae*; extreme Anpassung an die Windbestäubung führte einerseits direkt, andererseits durch Vermittlung der Reihe der *Enantioblastae* zu der der *Glumiflorae*." Die einzige Abänderung, welche ich vornehmen möchte, ist die, die *Enantioblastae* nicht von *Liliifloren*, sondern von *Helobiae* herzuleiten.

Fangen wir mit den

Helobiae

an. Dies sind Wasser- oder Sumpfpflanzen, die im allgemeinen durch die große Zahl ihrer Stamina und apokarpe Karpelle, sowie manchmal durch ihre Tracht noch sehr an *Ranunculaceen*-artige Ahnen erinnern. Jedoch sind Reduktionen der Stamina und der Karpelle sogar bis auf 1, und Synkarpie, jedoch mit freien Griffeln, vielfach vorhanden. Auch in der Blütenhülle, welche bei den typischen Vertretern aus 3 Kelch- und 3 Kronenblättern besteht, finden weitgehende Reduktionen statt.

Ganz eigentümlich ist das allen *Helobien*, außer den *Apanogetonaceen* gemeinsame Vorkommen von schuppenförmigen Organen in den Achseln der Laubblätter, der sogenannten Squamulae intravaginales.

Die primitivste Familie ist wohl die der

Alismataceae,

dies sind Wasser- oder Sumpfpflanzen mit grundständigen, oft schwimmenden Blättern (z. B. *Elisma natans*) und gitterartig angeordneten Gefäßbündeln in ihnen. Die vegetativen Organe enthalten schizogene

Milchsaftgänge. Die Blüten sind ganz vorwiegend zwittrig, sie stehen in dolden- oder quirlartigen Infloreszenzen. Oft sind Stamina und Karpelle noch in großer Zahl vorhanden und spiralig oder quirlig angeordnet. Korolle und Kelch sind freiblätterig, 3-gliedrig. Stamina 6 (3 Paare) bis 8, selten nur 3. Karpelle ∞ bis 6 mit 1 bis ∞ umgewendeten Ovulis. Die Früchtchen lösen sich bei der Reife vom Blütenboden ab und werden vom Wasser, auf dem sie schwimmen, verbreitet.

Die Familie läßt sich in folgender Weise einteilen:

Sektion *Alismateae*: Blütenachse gewölbt oder flach. Stamina und Karpelle 6 oder mehr als 6.

Sektion *Wiesnerieae*: Blütenachse flach, Perianth nicht in Krone und Kelch differenziert. Stamina 3.

Die

Alismateae

sind über die gemäßigten und warmen Zonen aller Weltteile verbreitet, fehlen jedoch am Cap, in Patagonien, Feuerland und in Neuseeland.

Es gehören hierher: *Alisma, Burnatia, Caldesia, Limnophyton, Elisma, Damasonium, Echinodorus, Lophiocarpus* und *Sagittaria*, von denen letztere durch Verkümmerung eingeschlechtliche (♂ und ♀) Blüten hat, während *Limnophyton* und *Lophiocarpus* neben hermaphroditen auch noch ♂ Blüten bilden; *Burnatia* hat 2-häusige Blüten und ein Perianth, das nicht in Korolle und Kelch differenziert ist. Hierher nur 1 Art: *B. enneandra* vom Nil, dem *Alisma Plantago* auffallend ähnlich und nach Buchenau vielleicht aus diesem entstanden durch Umwandlung der inneren Blütenhüllblätter in Staubblätter und Eintreten von Diklinie.



Fig. 412. 1 Alisma ranunculoides, Habitus nach einem Herbarexemplar. 2—5 Alisma Plantago, nach Baillon. 2 Blüte. 3 Selbige im Längsschnitt. 4 Frucht. 5 Selbige im Längsschnitt. 6 Elisma natans, nach Buchenau.

Obenstehende Abbildungen mögen einen Eindruck von *Alisma* und *Elisma* geben.

Embryosack, Befruchtung und Embryobildung wurden von SCHAFFNER (Bot. Gaz., Vol. 21) untersucht. Die Arbeit ist mir unzugänglich geblieben, ich entnehme COULTER und CHAMBERLAIN aber, daß der Embryosack sich ohne Teilung aus der Makrosporenmutterzelle bildet. Die Teilung der generativen Zelle findet bereits im Pollenkorn statt, wie bei *Potamogeton, Sagittaria, Avena, Triticum* und andern Gräsern, *Lemna* und *Lilium* spec., während sie bei *Symplocarpus, Tradescantia, Eichhornia, Lilium* spec. alt., *Convallaria, Erythronium* und den *Orchideen* erst im Pollenschlauch erfolgt. Daraus darf man aber nicht schließen, daß die Teilung im Pollenkorn den sie aufweisenden Gattungen eine niedrige Stellung im System verschaffen muß, denn unter den Dikotylen hat z. B. *Nicotiana* eine generative Zelle, welche sich schon im Pollenkorn teilt, während bei *Peperomia* die Teilung erst im Pollenschlauch stattfindet. Eigentümlich ist der Umstand, daß die beiden ♂ Kerne verschiedene Form annehmen, der obere ist nach SCHAFFNER verlängert oder spindelförmig, der untere kugelig. Während meistens bei den *Angiospermen* beide ♂ Kerne in den Embryosack eintreten, soll nach SCHAFFNER bei *Alisma* und *Sagittaria* nur ein ♂ Kern in den Embryosack gelangen, der andere innerhalb des Pollenschlauches degenerieren. Falls dies normal ist, kann also bei *Alisma* und *Sagittaria* keine doppelte Befruchtung stattfinden. Die Entwickelung des Embryos von *Alisma Plantago* wurde zuerst von HANSTEIN verfolgt und ist lange als der Typus der Monokotyledonen betrachtet worden. Wir müssen jetzt aber 4 verschiedene Typen von Monokotyledonenembryonen unterscheiden, nämlich den *Alisma*-, den *Pistia*-, den *Lilium*- und den *Orchideen*-Typus. Zum *Alisma*-Typus gehört *Sagittaria*, deren Embryoentwickelung jetzt wohl am besten bekannt ist, und wir wollen also die Besprechung des Monokotylenembryos bei *Sagittaria* vornehmen.

Sagittaria.

Zu dieser Gattung gehören wenigstens 10, meistens amerikanische Arten, nur eine, *S. sagittifolia* L., gehört der alten Welt an, sie wird aber in Nordamerika, nach BUCHENAU, von einer nur durch längere Staubfäden verschiedenen Parallelform, *S. variabilis* ENGELM., vertreten. Mehrere Arten, auch unsere gemeine *S. sagittifolia*, bilden Knollen an der Spitze von Ausläufern, welche durch ihre schöne weiße Farbe auffallen.

Wie bei vielen anderen wasserbewohnenden Monokotylen, sind bei *Sagittaria* die Primärblätter bandförmig. Wird die Vegetation ungünstig beeinflußt, so kann ein Rückschlag zur Primärblattform stattfinden, auch kann die Blattbildung durch schwache Beleuchtung, stark strömendes Wasser etc. auf dem Primärblattstadium zurückgehalten werden; so entwickelt z. B. *Sagittaria* in der Cam bei Cambridge sehr lange bandförmige Blätter und kommt dort nie zur Bildung von pfeilförmigen Blättern oder Blüten. Die zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung dienenden Knöllchen können aber, wie GOEBEL nachwies, von solchen Exemplaren gebildet werden. Auch in tiefem, aber sonst ruhigem Wasser kommt *Sagittaria*, wie man in Holland z. B. in den tiefen, zu den Wassermühlen führenden Kanälen überall sehen kann, nicht über das Primärblattstadium hinaus und ist dann für Uneingeweihte nicht als *Sagittaria* kenntlich. Experimentell gelang es nicht, *Sag. cordifolia*, welche mehr als Landpflanze lebt, zum Rückschlag zu veranlassen, wohl aber bei

S. natans, einer fast submers lebenden Art, die außer zahlreichen bandförmigen, untergetauchten Blättern nur einige Schwimmblätter besitzt (GOEBEL, Org., p. 149).

Bei *Sagittaria* verschmelzen die polaren Kerne im antipodalen Ende des Embryosackes, einer der ersten Tochterkerne begibt sich aber nach dem oberen Teile, und das antipodale Ende des Embryosackes wird in seiner Entwickelung stark gehemmt (COULTER und CHAMBERLAIN, p. 104). Die generative Zelle teilt sich schon im Pollenkorn, lange bevor der Pollen ausgestreut wird, die zunächst kugeligen ♂ Kerne werden nach der Pollinierung spindel- oder nierenförmig. Bei *S. variabilis* sah SCHIFFNER die perforierte Spitze des Pollenschlauches sehr deutlich (Fig. 414, 1) und bildet auch Zentrosomen ab, sie sind hier aber wohl ebensowenig wie bei den anderen *Angiospermen*, bei welchen sie abgebildet sind, vorhanden. So wie bei den *Nymphaeaceen*, bildet sich zwischen den Tochterkernen des Endospermkernes eine Querwand, welche den Embryosack in eine mikropyläre



Fig. 413. **Sagittaria sagittifolia.** 1 Habitus, die Pflanze hat unten noch Primärblätter. 2, 3 nach BAILLON. 2 ♂ Blüten. 3 ♀ Blüten. 4 Fruchtstand nach Entfernung einer Anzahl von Früchten. 5 Keimendes Knöllchen, die junge Pflanze nur noch Primärblätter. 6 **Burnatia enneandra** (vielleicht nach BUCHENAU aus **Alisma Plantago** entstanden) nach einem Exemplar aus dem Reichsherbar in Leiden.

und in eine antipodale Hälfte teilt. Das ist aber, wie COULTER und CHAMBERLAIN betonen, keineswegs auf niedrige Monokotylen beschränkt, im Gegenteil häufig bei Dikotylen, zumal bei saprophytischen und parasitischen Formen, und zwar in solchem Grade, daß *Cuscuta* durch ihre freie Kernteilung, als Anfang der Endospermbildung, unter den Parasiten auffällt. Bei *Sagittaria* entwickelt sich das Endosperm nur in der mikropylären Hälfte; die antipodale Hälfte entwickelt sich zu einem Haustorium. Dasselbe ist der Fall bei *Limnocharis*. Bei *Ruppia rostellata* wird in der oberen Hälfte die Endospermbildung durch freie Kernteilung eingeleitet, und bei *Potamogeton* bleibt sie sogar auf diesem Stadium stehen, während

sich auch da die antipodale Hälfte als Haustorium entwickelt. COULTER und CHAMBERLAIN (p. 176) geben folgende Liste von Dikotylen, bei denen in mikropyläre und antipodale Hälften geteilte Embryosäcke vorkommen: *Saururaceae, Loranthaceae, Balanophoraceae, Santalaceae, Aristolochiaceae, Nymphaeaceae, Loasaceae, Pyrolaceae, Monotropaceae, Vacciniaceae, Hydrophyllaceae (Nemophila), Solanaceae, Verbenaceae, Selaginaceae, Labiatae, Scrophulariaceae, Orobanchaceae, Bignoniaceae, Pedaliaceae, Acanthaceae, Plantaginaceae* und *Campanulaceae.*

In beiden Hälften wird Endosperm gebildet bei den *Balanophoraceae, Aristolochiaceae, Pyrolaceae* und *Monotropaceae*, in den meisten Fällen nur in der mikropylären, also den Embryo enthaltenden Hälfte, nämlich bei *Saururaceae*, *Viscum (Loranthaceae)*, *Santalaceae, Nymphaeaceae, Globularia (Selaginaceae)*, *Scrophulariaceae* und *Orobanchaceae.* Nur in der antipodalen Hälfte wird Endosperm gebildet bei *Loranthus, Vacciniaceae, Verbenaceae, Hebenstreitia (Selaginaceae)*, *Bignoniaceae, Acanthaceae.* Phylogenetische Bedeutung haben diese verschiedenen Modifikationen wohl nicht.

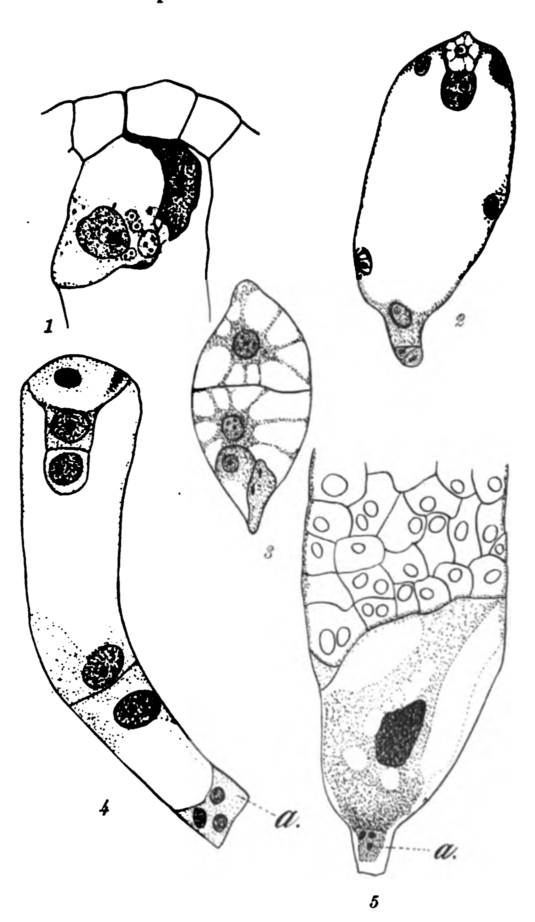


Fig. 414. **Sagittaria variabilis**, nach SCHAFFNER. 1 Pollenschlauch soeben geöffnet. Vier Zentrosomen gezeichnet. 2, 3 Zwei verschiedene Arten der Endospermbildung. 2 **Najus major**, nach COULTER und CHAMBERLAIN, die Bildung des Endosperms mittels freier Kernteilung zeigend. Es sind 4 Kerne im Schnitt vorhanden, welche zum Endosperm gehören, der untere freie Kern gehört der oberen Antipode an. 3 **Datura laevis**, nach GUIGNARD. Die Teilung des Endospermkernes wird sofort von einer Wandbildung gefolgt, welche den Embryosack in zwei Hälften zerlegt. 4, 5 **Sagittaria variabilis**, nach SCHAFFNER. 4 Zwei Kerne des Endosperms, von einer Zellwand getrennt. a. Antipoden. 5 Kompaktes Endosperm von der oberen Zelle gebildet, indem die untere ohne weitere Teilung zu einem Haustorium heranwächst.

Wie oben schon bemerkt, gehört die Embryoentwickelung von *Sagittaria* zum *Alisma*-Typus. Sie mag hier nach SCHAFFNER behandelt werden. Da mir dessen Arbeit aber unzugänglich geblieben, bespreche ich hier die Entwickelung nach der von COULTER und CHAMBERLAIN gegebenen vorzüglichen Darstellung in wörtlicher (oder fast wörtlicher) Uebersetzung:

Das befruchtete Ei teilt sich mittels einer Querwand, und die resultierende Basalzelle (obere Zelle) schwillt blasenförmig an, teilt sich aber nicht. Die apikale (untere) Zelle teilt sich mittels einer Querwand, der Proembryo ist demnach 3-zellig geworden (Fig. 415 A, B).

Die terminale Zelle (Fig. 415 A, c) bildet den terminalen Kotyledon, und die erste Teilung ist stets longitudinal. Die mittlere Zelle bildet die laterale Stengelspitze, die Wurzelspitze, das Hypokotyl und den ganzen Suspensor mit Ausnahme der blasigen Basalzelle. Die mittlere Zelle teilt sich der Quere nach, und von den so entstandenen Tochterzellen bildet die der terminalen Zelle benachbarte die Stengelspitze.

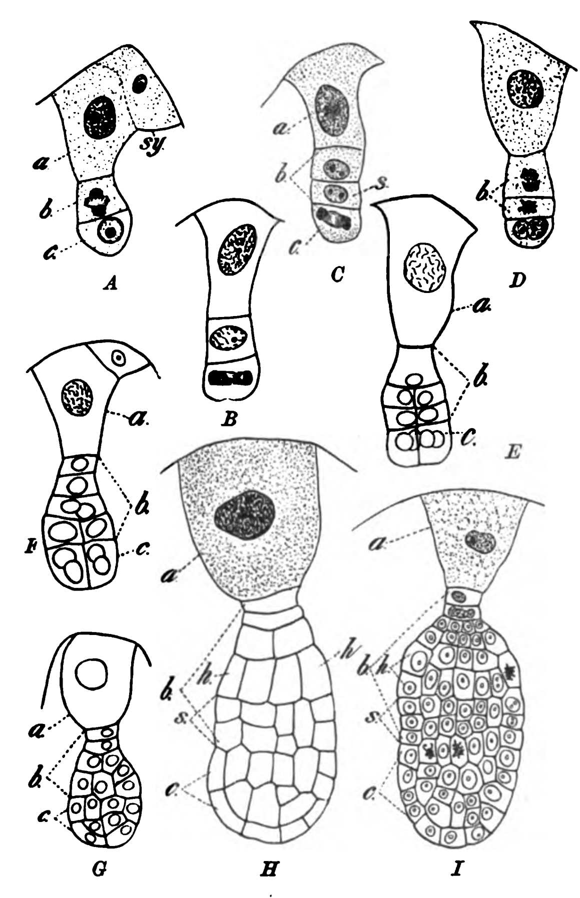


Fig. 415. Sagittaria variabilis, nach SCHAFFNER, in COULTER und CHAMBERLAIN, Embryoentwickelung. A Dreizelliger Proembryo. a Basalzelle (in allen Figuren); b mittlere Zelle (in Teilung); c Terminalzelle, von welcher der Kotyledon abstammt. Sy Synergide. B Aehnliches Stadium, aber die apikale Zelle in Teilung. C Die mittlere Zelle (b) hat sich geteilt. Die eine Tochterzelle (s) ist die Zelle, welche die Stengelspitze liefern wird. D Die beiden aus b entstandenen Zellen in Teilung begriffen. E Die apikale Zelle hat 4 Zellen (c) gebildet, und die von der Zelle (b) gebildete Region hat sich weiter entwickelt. F Weitere Entwickelung der mittleren Region (b). G Differenzierung des Dermatogens in der terminalen Region (c). H Differenzierung des Dermatogens über die terminale Region hinaus. In der mittleren Region (b) ist überdies eine Differenzierung in Hypokotyl (h) und Stengelspitze (s) aufgetreten. I Aelteres Stadium.

Im allgemeinen verläuft die Differenzierung basipetal, vom Kotyledon nach dem Suspensor hin. Nachdem die terminale oder Kotyledonzelle sich der Länge nach geteilt hat, teilt sie sich transversal, wodurch Quadranten, bald von Oktanten gefolgt, entstehen. Auf diesem Stadium fängt die Differenzierung des Dermatogens an, welches zunächst im Kotyledon erscheint und dann nach dem Wurzelende hin fortschreitet. Während die Zelle, aus welcher die Stammspitze sich bildet, schon im 4-zelligen Embryo bestimmt werden kann, tritt sie erst viel später (wie in Fig. 415 I) klar zutage. Im 4-zelligen Proembryo (Fig. 415 C) teilt sich die der basalen Vesikularzelle benachbarte Zelle der Quere

nach, und von den beiden so entstandenen Zellen bildet die der Vesikularzelle benachbarte durch eine oder mehrere Querteilungen einen aus 2 bis 6 Zellen bestehenden fadenförmigen Suspensor; aus der anderen Zelle bilden sich Hypokotyl und Wurzel. Das Dermatogen ist meistens im ganzen Embryo gebildet, bevor Periblem und Plerom unterschieden werden können (Fig. 416). Wir sahen schon (S. 620), daß der terminale Kotyledon hier wahrscheinlich nicht primitiv, sondern aus der lateralen in die terminale Stellung verschoben ist.

Fig. 416. **Sagittaria variabilis**, nach SCHAFFNER. Weitere Ausbildung des Embryos. 1 Etwas vorgeschrittenes Stadium, die Einsenkung, in welcher die Stengelspitze sich bildet, zeigend. 2 Dasselbe Stadium, den ganzen Embryo bei geringer Vergrößerung zeigend. 3 Späteres Stadium, Dermatogen, Periblem und Plerom differenziert. 4 Die laterale Stengelspitze. 5 Längsschnitt des reifen Samens.

Zu den

Wiesnerieae

gehört nur

Wiesneria

mit 3 Arten aus Ostindien, Madagaskar und Zentralafrika. Die Pflanzen haben eine 6-blätterige Blütenhülle, 3 Stamina und 3 Karpelle und sind offenbar reduzierte Formen.

Die

Butomaceae

stehen den *Alismataceen* sehr nahe, ja Formen wie *Hydrocleis* mit ihren zahlreichen Staubgefäßen sind vielleicht noch primitiver als die *Alismataceae.* Sie sind von den *Alismataceen* zumal verschieden durch ihre Balgfrüchte, bei denen die Ovula, wie bei *Nymphaea* und Verwandten, die Innenflächen der Karpelle bedecken. Sie sind also wohl neben den *Alismataceen* aus den *Proranales* hervorgegangen, und ihnen dürften die *Hydrocharitaceen* anzuschließen sein, bei denen Bedeckung der Karpelle durch die Ovula ebenfalls vorkommt (*Ottelieae* z. B.), und



deren Spatha vielleicht von dem Involucrum der *Butomus*-Infloreszenz oder von den beiden Deckblättern der *Hydrocleis* hergeleitet werden kann.

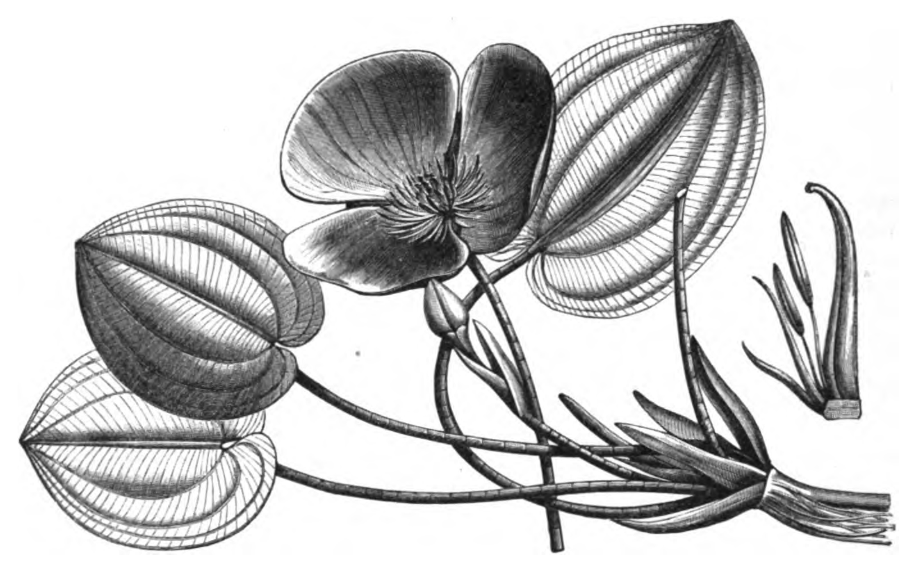


Fig. 417. Hydrocleis nymphoides BUCHENAU, nach BUCHENAU. Ein blühender Zweig der Pflanze (verkleinert), rechts ein Karpell mit 2 fruchtbaren und 2 äußeren sterilen Staubblättern (natürl. Größe).

A. Stamina zahlreich, die äußeren staminodial. Hierher: *Hydrocleis nymphoides* aus dem tropischen Amerika, häufig unter dem falschen Namen *Limnocharis Humboldtii* in Warmhäusern kultiviert, und *Limnocharis flava*.

B. Stamina meist 9. Hierher: *Butomus* und *Tenagocharis*.

Die Embryologie der *Butomaceae* und die Vorgänge im Embryosack stimmen der Hauptsache nach mit denen der *Alismataceen* überein (vergl. HALL, Embryology of Limnocharis, Bot. Gaz., Vol. 33, 1902, p. 214 ff.).



Fig. 418. Butomus umbellatus, nach BAILLON, außer Fig. 3 nach WETTSTEIN. 1 Habitus. 2 Blüte. 3 Querschnitt der Karpelle. 4 Aufgesprungene Karpelle von der Seite.

Die Familie der

Hydrocharitaceae

läßt sich wohl am besten betrachten als eine synkarp gewordene Entwickelungsreihe der *Butomaceen*, deren Fruchtknoten überdies unter-

ständig geworden sind. Eine Eigentümlichkeit der Familie besteht in dem Umstande, daß die Blüten resp. Infloreszenzen im Knospenzustande in einer aus 1 oder 2 Hochblättern gebildeten Hülle eingeschlossen sind.

Die Blüten sind meist unisexuell, aktinomorph und in Kelch und Korolle differenziert. Verlust des Perianths kommt aber auch vor, sowie allerlei Anpassungen und Reduktionen infolge der sehr verschiedenen Lebensweise dieser Wassergewächse, welche in Süßwasser und im Meere vorkommen. Einige schwimmen mit über das Wasser erhobenen Blüten, während andere ganz untergetaucht leben, ihre Blüten aber doch schließlich an die Oberfläche des Wassers bringen (*Vallisneria*) und bei noch anderen die Befruchtung sogar ganz unter Wasser geschieht.

Die Familie ist weit davon entfernt einheitlich zu sein, und die hier kurz angedeuteten Unterfamilien ließen sich recht gut als Familien auffassen.

I. Laubblätter schraubig.
  a) Bestäubung durch Insekten . . . . *Stratioideae.*
  b) Bestäubung durch Vermittelung des Wassers.
    α) Pollen kugelig:
      1. Meeresbewohner . . . . *Thalassioideae.*
      2. Süßwasserbewohner . . . . *Vallisnerioideae.*
    β) Pollen fadenförmig, Meeresbewohner . . . *Halophiloideae.*
II. Laubblätter wirtelig . . . . *Hydrilloideae.*

Mit Wettstein betrachte ich die

Stratioideae

als die primitivsten. Sie lassen sich wie folgt einteilen:

A. Ovula auf der ganzen Fläche der Placenten zahlreich . . . . - . . . . *Ottelieae.*
B. Ovula auf der Fläche der Placenten und auf der Wandung des Fruchtknotens . . . . *Hydrochariteae.*
C. Ovula nur in dem Wirtel zwischen Außenwand und Placenta . . . . *Stratioteae.*

Zu den

Ottelieae

gehören *Ottelia* und *Boottia,* von denen erstere Gattung mit ihren zwitterigen Blüten vielleicht primitiver ist als *Boottia* mit ihren diöcischen. Die Spatha, welche bei *Ottelia* geflügelt ist, ist aber wohl stärker abgeleitet als die ungeflügelte von *Boottia.* Zu

Ottelia

gehören 9 bis 10 Arten im tropischen Afrika, Madagaskar, Aegypten, Süd- und Ostasien, Australien und Brasilien.

Die bekannteste ist *O. alismoides,* in den Tropen häufig, eine ganz untergetauchte Pflanze mit linearen Primärblättern und herzförmigen, ebenfalls untergetauchten späteren Blättern, die nur ihre Blüten aus dem Wasser hervorragen läßt.

Die *Ottelien* haben 3 weiße oder gelbe, innen an der Basis mit einer Honigdrüse versehene Korollenblätter, 3 längliche, viel kürzere Kelchblätter, eine größere Zahl von Staubgefäßen und 6 Narben. Die geflügelten Spathen umschließen nur eine Blüte.

Bei *Boottia* sind die Primärblätter breiter, die Blüten zweihäusig, die Spathen ungeflügelt. Die weiblichen Blüten solitär in der Spatha, die männlichen zu mehreren zusammen, auch ist die Pflanze zweihäusig.



Fig. 419. 1—7 **Ottelia alismoides** (L.) Pers. 1 nach Ascherson und Gürcke, 2—7 nach Richard. 1 Habitus, der horizontale Strich deutet die Wasserfläche an. 2 Blüte. P Petala, s Sepala, a Spatha. 3 Spatha quer durchschnitten. 4 Spatha vorn geöffnet, den Fruchtknoten (o) zeigend. 5 Frucht innerhalb der geöffneten Spatha vom persistierenden Kelch gekrönt. 6 Frucht quer durchschnitten. 7 Frucht im Längs- und Querschnitt. 8—11 **Boottia cordata**, nach Wallich, 10 Original. 8 ♂ Pflanze. 9 Androeceum. 10 ♀ Pflanze. 11 Gynoeceum.

Wir können uns also sehr leicht denken, daß *Ottelia* und *Boottia* aus gemeinsamen hermaphroditen Ahnen hervorgegangen sind, und von *Boottia* läßt sich

Stratiotes

mit seinen ebenfalls zweihäusigen, in Infloreszenzen stehenden männlichen und einzeln (jedoch bisweilen noch zu zwei) stehenden weiblichen Blüten fast direkt ableiten unter der Annahme, daß die Pflanze sich losgelöst hat, also freischwimmend geworden ist und nur noch Primärblätter, selbstverständlich sekundär veränderte bildet, die Bildung von herzförmigen Blättern aber eingestellt hat. Für diese Ableitung spricht auch der Umstand, daß schon bei *Boottia* Staminodien vorkommen, offenbar aus Staubblättern hervorgegangen, welche sich wohl bei *Stratiotes* zu den 15 bis 30 hellgelben, drüsig-fadenförmigen Nektarien entwickelt haben. Daß diese auch in der ♀ Blüte vorhanden sind, spricht entschieden für ehemalige hermaphrodite Ahnen, wie wir sie ja bei *Ottelia* kennen.

Daß die Pflanze eigentümliche steigende und sinkende Bewegungen durchmacht, wodurch die Blüten über Wasser gebracht werden, wo sie

durch Insekten bestäubt werden können, dürfte allgemein bekannt sein, ebenso daß sie Ausläufer bildet, welche leicht abbrechen und so die Pflanze vegetativ vermehren, was sie in den Stand setzt, auch dort sich zu behaupten, wo, wie dies häufig der Fall ist, nur weibliche oder nur männliche Pflanzen vorkommen.

Die habituelle Aehnlichkeit der Pflanze mit einer *Bromeliacee* ist schon manchem, auch Kindern aufgefallen; als mein Sohn, der in Amerika geboren, später in Java gelebt hatte, und dort schon sehr jung mit mir in seiner Art botanisierte, als 8-jähriger Knabe zum ersten Male mit Bewußtsein nach Europa kam, rief er auf einem Spaziergang auf einmal aus: „O Vater, dort wachsen ja Wasserananasse!"

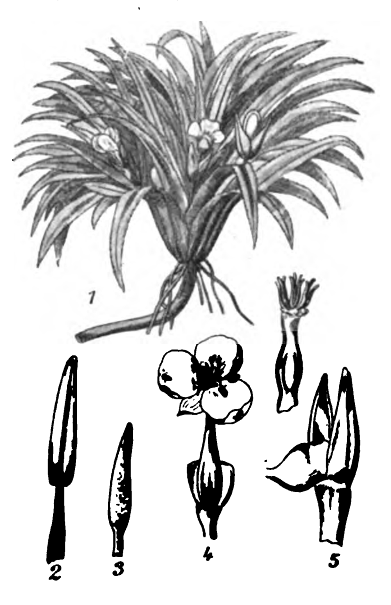


Fig. 420. Stratiotes aloides, nach Oudemans. 1 Habitus. 2 Stamen. 3 Nectarium. 4 ♀ Blüte. 4 A Selbige nach Entfernung des Perianths. 5 Frucht von 2 Brakteen eingehüllt.

Die dritte Gattung,

Hydrocharis,

ist von obigen wohl kaum herzuleiten; ich betrachte sie eigentlich als den *Butomaceen*, speziell *Hydrocleis*, viel näher stehend, der sie in ihrer ganzen Tracht gleicht und von der sie sich wohl sehr gut durch Synkarp- und Unterständigwerden des Fruchtknotens, sowie durch Zweihäusigwerden ableiten ließe, was ja unserer Auffassung, daß die *Hydrocharitaceen* am nächsten mit den *Butomaceen* verwandt sind, durchaus entspricht. Mit *Hydrocharis* zusammen gehören *Hydromystria* und *Limnobium*.

Uebrigens zeigen die Blüten von *Hydrocharis* große Uebereinstimmung mit denen von *Stratiotes*. Bildung von Winterknospen findet statt. Von den vorangehenden Gruppen sind die *Hydrochariteae* durch ihre Schwimmblätter sehr verschieden.



Fig. 421. Hydrocharis morsus Ranae, nach Oudemans. 1 Habitus. 2 Blüte, Kelch und Krone zeigend. 3 ♂ Blüte. 4 ♀ Blüte. 5 Gynoeceum. 6 Narben.

Die

Thalassioideae

zeigen zweifellos Verwandtschaft zu den *Vallisnerioideen*. Es gehören hierher *Enalus* und *Thalassia*, beide bis vor kurzem recht schlecht bekannte Gattungen.

Enalus

ist aber durch die neue Untersuchung von SVEDELIUS recht gut bekannt geworden (N. SVEDELIUS, On the Life-History of Enalus acoroides, Ann. of the Royal Botanic Gardens Peradenyia).

Die Pflanze, die einzige Art ihrer Gattung, kommt an den tropischen Küsten des indischen und westlichen Stillen Ozeans bis zum Bismarck-Archipel vor und ist neuerlich so weit östlich wie Neu-Kaledonien gefunden worden.

SVEDELIUS studierte die Pflanze in Ceylon, wo sie nur in einem gegen Norden gelegenen, verhältnismäßig kleinem Gebiete vorkommt, nämlich um die Inseln des Golfes von Mannar, z. B. bei Jaffna, und auf der indischen Insel Ramisseram bei Paumbeu, wo sie in einer Tiefe von 1 bis $1^1/_2$ m bei der Flut eine Art von submarinen Wiesen bildet. Sie wächst nur auf weichem Schlammboden, in welchen die Sprosse tief hineinwachsen.



Fig. 422. Enalus acoroides. Habitus nach einem Exemplar im Reichsherbarium.

Enalus ist eine robuste Pflanze von der Tracht einer *Posidonia* mit Ausläufer treibendem, oberwärts schopfigem Stamme. Die Laubblätter stehen 2-zeilig, sind breit-linealisch, stumpf, feingesägt und mehrnervig, mit verdicktem Rand und hinterlassen nach ihrer Zerstörung 2 starke, glänzend-schwarze Fäden, die Bastbündel der Randnerven. Der Stamm bildet nur wenige, verhältnismäßig große Wurzeln. Wie bei so vielen Wassergewächsen, sind weder im Stamme, noch in der Wurzel die Gefäße, welche übrigens nur in geringer Zahl vorhanden sind, verholzt. Auch in den Blättern konnte SVEDELIUS keine verholzten Elemente antreffen, oder höchstens verholzte Mittellamellen, die von SAUVAGEAU untersuchten Blätter scheinen stärkere Verholzung gehabt zu haben.

Die Pflanze ist diöcisch. Die ♂ Infloreszenz sowie die ♀ Einzelblüte sind von einer Spatha eingeschlossen, woraus hervorgeht, daß die ♀ Blüte als eine auf 1 Blüte reduzierte Infloreszenz aufzufassen ist, ihr scheinbarer Stiel demnach keinen Blütenstiel, sondern einen Infloreszenzstiel darstellt.

Die männliche Blüte. Die 2 Blätter der Spatha der ♂ Infloreszenz sind breit, oval bis lanceolat und etwas gekielt wie die der weiblichen. Sie sind etwa 5 cm lang und 3 cm breit. Die eine umschließt die andere an der Basis mit beiden Rändern, an den Hauptnerven, speziell an der den Kiel bildenden Mittelrippe sind sie reichlich mit Haaren versehen, welche in besonders großer Zahl an den Spitzen der Blätter vorkommen.

Die Infloreszenzachse steht aufrecht und auch die Spatha. Die männlichen Blüten werden wie bei *Vallisneria* in großer Zahl auf der innerhalb der Spatha befindlichen Spitze der Infloreszenzachse gebildet. Jede Blüte ist hierauf mittels eines dünnen Stieles von 5- bis 6-maliger Länge der Blüte selber eingepflanzt. In den Blütenstielen finden sich viele

Tanninzellen, welche Tannin, kein Myriophyllin, enthalten. Die Blüten haben ein doppeltes Perianth, aus 2 fast gleichartigen, dreigliedrigen Kreisen bestehend, und 3 Stamina fast ohne Filamente. Die beiden Perianthkreise sind auch anatomisch unterscheidbar, indem die Sepala nur wenige Papillen, aber ziemlich viele Tanninzellen, die Petala viele Papillen und wenige Tanninzellen haben.

In den Mikrosporangien entwickelt sich vermutlich nur eine Reihe von Pollenmutterzellen, was ohne systematische Bedeutung ist, da dies z. B. auch bei *Knautia arvensis* vorkommt. Es werden im reifen Mikrosporangium nur etwa 30 Pollenkörner entwickelt, in den 4 Sporangien einer Anthere demnach etwa 120. Die Pollenkörner sind sehr groß, etwa 170—175 μ im Durchmesser, sie sind mit Stärke neben etwas Oel vollgepfropft, infolgedessen sehr schwer und sinken im Meereswasser unter. Sie entbehren der Intine und haben eine ganz glatte Oberfläche. Die geringe Zahl der Pollenkörner in der Anthere wird aufgewogen

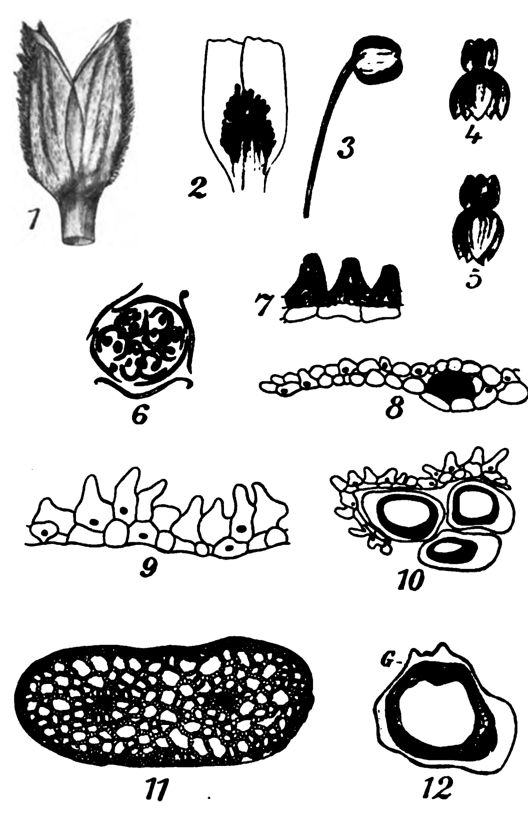


Fig. 423. Enalus acoroides, nach Svedelius. 1 ♂ Spatha. 2 Selbige im Längsschnitt, die vielen ♂ Blüten zeigend. 3 Noch geschlossene ♂ Blüte mit dem langen Blütenstiel. 4, 5 ♂ Blüten nach der Loslösung geöffnet. 6 Querschnitt der ♂ Blüte. 7 Papillae einer Anthere. 8 Querschnitt eines ♂ Sepalums mit einer Tanninzelle. 9 Querschnitt eines ♂ Petalums mit Papillen. 10 Querschnitt eines Teiles eines Mikrosporangiums mit einer Pollentetrade. 11 Querschnitt des Stieles der ♂ Infloreszenz. 12 Pollenkorn quer durchschnitten. G Die generative Zelle.

durch die große Zahl der ♂ in Vergleich zu den ♀ Blüten. Bildet doch, wie wir schon sahen, die ♀ Infloreszenz nur eine Blüte aus. Zur Zeit der Reife der ♂ Blüten öffnet sich die Spatha etwas an der Spitze, und ihre Ränder rollen sich etwas zurück. Durch die so entstandene Lücke treten die ♂ Blüten, welche sich von ihren Stielen gerade unterhalb des Perianths, wo der Stiel keine Tanninzellen hat, loslösen, heraus. Sobald der Stiel gebrochen ist, steigen die ♂ Blüten bis an die Oberfläche des Meeres, wo die Perianthblätter in explosiver Weise sich zurückbiegen, wahrscheinlich infolge des so viel geringeren Widerstandes der Luft in Vergleich zum Meereswasser. Bei diesem Zurückschlagen des Perianths werden die Staubblätter emporgehoben, welche jetzt vertikal nach oben stehen, nicht schräg, wie bei *Vallisneria*. Die Loslösung geschieht nur bei niedrigem Wasser, bei tiefster Ebbe.

Die weibliche Blüte. Die Blätter der Spatha der ♀ Blüten sind von denen der ♂ Infloreszenz ziemlich verschieden. Sie sind viel schmäler, die ganze Spatha der Knospe ist kaum mehr als 1 cm breit, in voller Reife, zur Zeit der Bestäubung sind die Spathablätter schmal oblong, nicht breiter als 2 cm und ebenso lang wie die der ♂ Infloreszenz. Kurz vor der Pollinierung biegen sie sich nach außen; ihr Kiel ist so stark entwickelt, daß sie, wenn sie sich an der Spitze öffnen, schiffchenförmig bleiben. Die ganze Spatha ist dadurch flügelartig, und die ♀ Blüte, deren Stiel lang genug ist, um sie bei tiefer Ebbe an die Oberfläche des Wassers zu bringen, schwimmt horizontal mit aus der Spatha weit hervorragenden Petalis.

Das Perianth ist deutlich in Kelch und Krone differenziert. Beide sind 3-gliederig. Die Sepala sind kurz, oval, glatt und ganzrandig, die Petala 3- bis 4-mal so lang und zeigen eine eigenartige, zum Teil Längs-, zum Teil

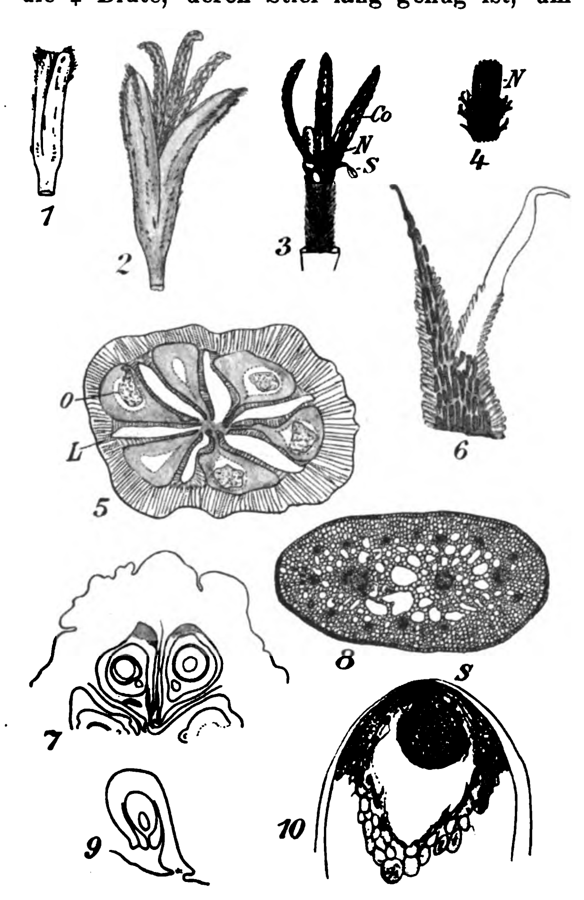


Fig. 424. Enalus acaroides, nach SVEDELIUS. 1 ♀ Spatha im Knospenzustande. 2 ♀ Blüte geöffnet, mit Spatha. 3 Nach Entfernung der Spatha. Co Corolla, N Narben, S Kelch. 4 Der Narbenapparat (N). 5 Querschnitt einer jungen Frucht, die Ovula (O) in Schleim eingebettet, die Placentae gespalten und so Luftkammern (L) bildend. 6 Stigmalappen mit Tanninzellen. 7 Querschnitt einer Frucht mit Embryonen, fast aller Schleim verschwunden und die Luftkammern obliteriert durch Pressung. 8 Querschnitt des ♀ Infloreszenzstieles vor der Pollinierung. 9 Ovulum. 10 Embryosack mit jungem Embryo, S Suspensorzelle.

quere Faltenbildung, welche teilweise dadurch verursacht wird, daß die Petala wachsen, während die geschlossenen Sepala ihre freie Entwickelung noch verhindern. Es gibt nur 2 Längsfalten, hingegen zahlreiche Querfalten, die Ränder sind gerade, grob gezähnelt. Tanninzellen sind in den Petalen zahlreich, über die ganze Breite, nicht auf einige mediane Längsstreifen beschränkt wie in den ♂ Blüten. Die Epidermiszellen der Petala sind papillös. Die Petala sind anfänglich schwach rötlich, werden aber bald braun, und nach der Pollinierung schwinden die Falten der Petala.

Das Ovarium ist von der Jugend an dicht bedeckt mit großen, haarartigen Emergenzen. Es sind 6 zweilappige Stigmata vorhanden, so daß 12 gleichgroße Stigmalappen entstehen von schmal lanceolater,

lang zugespitzter Form. Außer an der Spitze sind sie an ihrer Innenseite und an ihren Rändern lang-papillös, zumal an den Rändern sind diese Papillen groß, so daß dort die Stigmata gefranst aussehen. Die Spitzen der Stigmata entbehren der Papillen vollkommen, Tanninzellen sind zahlreich in den Narben.

Die Stigmata stehen parallel zur Blütenachse und bilden so eine aufrechte Gruppe zum Auffangen des Pollens, wenn die Blüte sich in aufrechter Stellung befindet.

Das Gynoeceum besteht aus 6 Karpellen, welche eine einfächerige Frucht bilden, die jedoch von 6 parietalen Placenten in 6 Höhlungen zerlegt wird. Wie bei so vielen *Hydrocharitaceen,* spalten sich die Placenten in 2 Lamellen. Die dadurch verursachten Luftkammern, neben anderem, lassen die Blüte vor der Pollinierung treiben. Die Ovula sind anatrop, bitegminär, die Ovarialhöhlungen, nicht aber die durch die Spaltung der Placenten gebildete Höhlung, sind mit Schleim ausgefüllt, welcher jedoch später aufgebraucht wird. Dieser Schleim wird von den Placenten gebildet, nicht von der Samenschale, wie ASCHERSON und GÜRCKE für die *Hydrocharitaceen* angeben; auch bei *Elodea* ist der Schleim, wie RAUNKIAER nachwies, placentalen Ursprungs. Man meinte bis jetzt, daß die Pollinierung bei *Enalus* genau so geschähe wie bei *Vallisneria* (vergl. dort). SVEDELIUS wies aber nach, daß dies nicht der Fall ist.

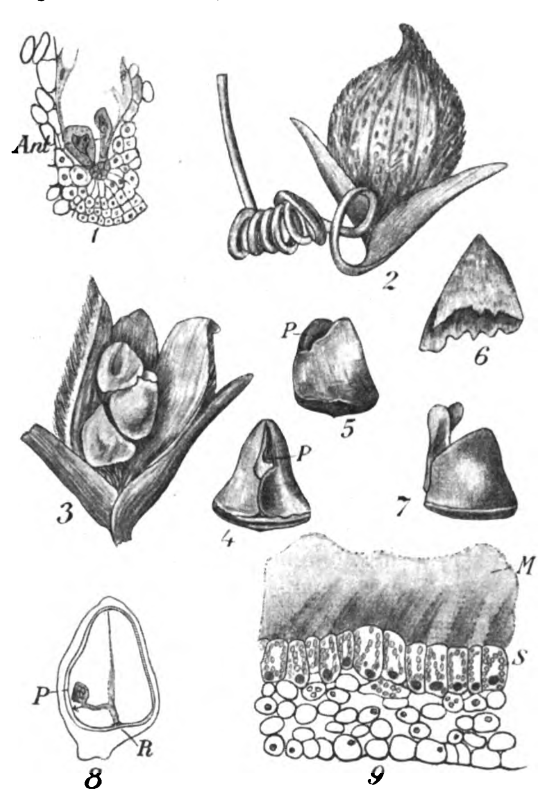


Fig. 425. Enalus acaroides, nach SVEDELIUS. 1 Embryosack mit Antipoden (Ant). 2 Fast reife Frucht. 3 Frucht geöffnet, mit Samen. 4 Embryo, beim Oeffnen der Frucht. P Plumula, Vorderansicht. 5 Idem, Seitenansicht. 6 Kappenartige Samenhaut, sich beim Oeffnen der Frucht vom Embryo ablösend. 7 Embryo, 6 Tage nach der Oeffnung der Frucht. 8 Samen im Längsschnitt. P Plumula, R Radicula. 9 Querschnitt einer Placenta mit stärkegefüllten äußeren Zellen und Schleim. S Stärkezellen, M Schleim.

Die geöffnete, horizontal auf dem Meere bei tiefer Ebbe schwimmende ♀ Blüte hat ihre Petala ausgebreitet, welche auf dem Wasser liegen, ohne naß zu werden. Die Stigmata ragen nicht hervor, sie sind in dem unteren Teile des Perianths verborgen.

An die Petala herantreibende ♂ Blüten werden von diesen festgehalten, man sieht oft kleine Reihen gefangener ♂ Blüten an den Rändern der Petala, welche diese trotz Wind und Strom festhalten. In diesem Zustande kann jedoch keine Pollinierung stattfinden.

Die ♂ Blüten werden von den sich durch den Druck des Wassers bei eintretender Flut schließenden Petala festgehalten und kommen so wieder unter Wasser, dabei kommt die ♀ Blüte aufrecht zu stehen, und es kann Pollinierung stattfinden. Wie dies geschieht, kann man leicht sehen, wenn man eine treibende ♀ Blüte, der ♂ Blüten anhaften, leise unter Wasser zieht.

Wir haben hier also eine Pflanze, deren ♀ Blüten die freischwimmenden ♂ Blüten einfangen und festhalten, wenn sie selber durch die eintretende Flut wieder unter den Meeresspiegel gezogen werden, eine Pflanze also, welche in ihrer Bestäubungsvorrichtung an Ebbe und Flut angepaßt ist und deren Befruchtung also unter Wasser stattfindet.

Nach der Befruchtung wird die ♀ Blüte durch den sich spiralig entwickelnden Infloreszenzstiel, so wie bei *Vallisneria,* auf den Boden hinabgezogen, wo die Frucht, von der Größe einer Walnuß, durch die schnell zunehmenden haarartigen Emergenzen im Schlamm verankert wird. Befruchtung beobachtete man nicht, wohl aber oft in die Mikropyle eingedrungene Pollenschläuche; die Entwickelung des Embryosackes wurde nicht verfolgt, wohl aber wurden ziemlich große Antipoden gefunden.

Die Pflanze ist vivipar, indem die stark entwickelten Embryonen aus der wenig entwickelten Testa der Samen herausbrechen, so daß die sich öffnende Frucht die Embryonen austreten läßt; der große Kotyledon sowie das große Hypokotyl sind sehr stärkereich. Die primäre Wurzel funktioniert wahrscheinlich nie, es wird wenigstens sofort an der Basis der Plumula eine Adventivwurzel gebildet.

Die schweren Embryonen sinken bald auf den Bodenschlamm und fangen sofort zu wachsen an.

Man kann sich einen *Enalus* recht gut aus einer ins Meer geratenen *Stratioidee* vom Typus einer *Boottia* mit mehrblütigen ♂ und einblütigen ♀ Infloreszenzen durch Verlust der herzförmigen Blätter hervorgegangen denken, was soll man dann aber von einer *Vallisneria,* welche, wie wir gleich sehen werden, sehr ähnliche Anpassung zeigt, sagen?

Ist sie aus einem aus dem Meere sich in das Süßwasser begebenden *Enalus*-artigen Ahnen oder aber ist sie unabhängig von dieser Gattung aus einem *Boottia*-ähnlichen Ahnen entstanden? Deszendenztheoretisch wäre die Lösung höchst wichtig, ein biphyletischer Ursprung so ähnlicher Anpassungen würde zu weiten Schlüssen führen können.

Betrachten wir also die

Vallisnerioideae

und zunächst

Vallisneria spiralis.

Dies ist eine Pflanze, welche in den Tropen und Subtropen beider Hemisphären, in Europa im Mittelmeergebiet und im gemäßigten Nordamerika vorkommt. Ich fand sie auf einer Exkursion im flachen Tertiär, unweit den Ufern des Potomacs, zwischen Baltimore und Glenburnie in Arundel County am 4. Juli 1893. Aus meinen damaligen Notizen schreibe ich hier ab:

„Der Weg führt uns jetzt in ein von Wald okkupiertes sumpfiges Tälchen, wo wir *Salix* spec., *Impatiens flava, Rhus venenata, Alnus serrulata* und *Liriodendron tulipiferum* bemerken; eine schmale Brücke führt uns nun über einen schnell strömenden, ziemlich breiten Bach, in welchem einige *Potamogeten,* ganz vorwiegend aber *Vallisneria*

spiralis, wachsen; etwas weiter sehen wir *Clethra alnifolia, Thalictrum dioicum, Rosa caroliniana, Magnolia glauca*; der Weg ist hier mit zerstoßenen Austernschalen gepflastert, und dieser weiße Strich bildet einen hübschen Effekt gegen das dunkle Grün der Bäume. Wir sehen nun alsbald den ersten Frühjahrsboten dieser Gegenden, den schönen *Acer rubrum*, weiter *Rubus trivialis, Azalea viscosa, Osmunda cinnamomea, Cuscuta americana, Pteris aquilina, Melampyrum americanum, Tephrosia virginiana, Euphorbia Ipecacuanhae, Gaultheria procumbens* mit ihren dunkelgrünen, lederigen Blättchen und dunkelroten Beeren an feinen, braunen Zweiglein über den Boden kriechend, *Comptonia asplenifolia*, den „sweetfern", eine Verwandte unserer *Myrica Gale*, *Asplenium* spec., *Geranium maculatum, Hieracium venosum, Cassia Chamaecrista, Smilacina racemosa, Onoclea sensibilis, Apocynum androsacaefolium, Kalmia angustifolia, Epigaea repens*, den sogenannten *Arbutus* oder Mayflower der Amerikaner, *Pogonia verticillata, Iris verna, Leucobryum glaucum* und *Polytrichum vulgare*.

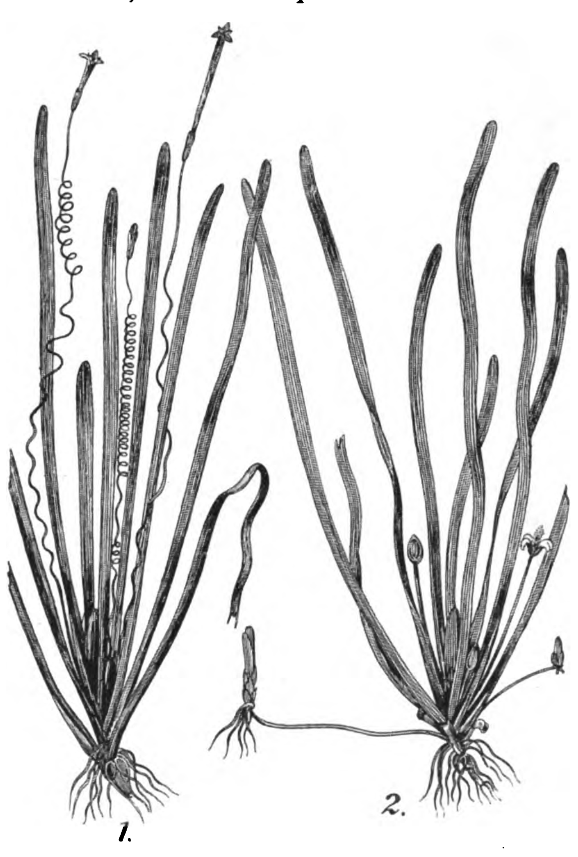


Fig. 426. Vallisneria spiralis, nach TURPIN. 1 Weibliche Pflanze. 2 Männliche Pflanze mit Ausläufern.

Bald auch sammeln wir *Cypripedium acaule, Viola lanceolata, primulaefolia* und *cucullata* und erreichen nach einer Viertelstunde ein etwa 10 H. A. großes Sphagnetum, in dessen Mitte sich eine Wasserfläche mit *Nuphar luteum* und der herrlichen *Nymphaea odorata* befindet. Das *Sphagnum* fruktifiziert reichlich, und das ganze Sphagnetum hat sich in einer von *Pinus, Quercus* und *Clethra* umsäumten Niederung gebildet; es ist ein friedliches, schönes Bild, dessen Stille nur vom Gebrüll der „Bullfrogs" gestört wird. Auf dem Sphagnetum und an dessen Rande bemerken wir *Sparganium eurycarpum, Lysimachia stricta, Drosera longifolia, Hypericum prolificum, Juncus bufonius, Potamogeton natans*, während es an einigen Stellen sozusagen verdeckt ist von der jetzt eben verblühenden *Sarracenia purpurea* und *Eriocaulon, Habenaria tridentata, Medeola virginica, Utricularia vulgaris, Azalea viscosa, Lycopodium inundatum* var. *Bigelowii* und *Drosera rotundifolia* häufig sind."

Ich fand also auf dieser Exkursion *Vallisneria spiralis* nur in einem schnellströmenden Bache, nicht aber in dem Teich im Zentrum des Sphagnetums, doch soll sie vorwiegend in stehenden Gewässern vorkommen.

Vallisneria spiralis (Fig. 426, 427) ist eine ganz untergetauchte, Ausläufer treibende Pflanze mit linealischen, dünnen, rosettenartig gedrängten, im Jugendzustande fast zweizeiligen Blättern, deren Blüten im allgemeinen dieselbe Stellung haben wie die von *Enalus*, die weiblichen solitär, die männlichen in großer Zahl innerhalb der Spatha. Die männlichen Spathen sind nur kurzgestielt, die weiblichen stehen auf langen, dünnen, spiralig gewundenen Stielen, deren Windungen nach der Befruchtung bedeutend dichter werden. So wie bei *Enalus*, haben die ♀ Blüten 3 Sepala und 3 Petala, welche letzteren hier aber zweilappig und

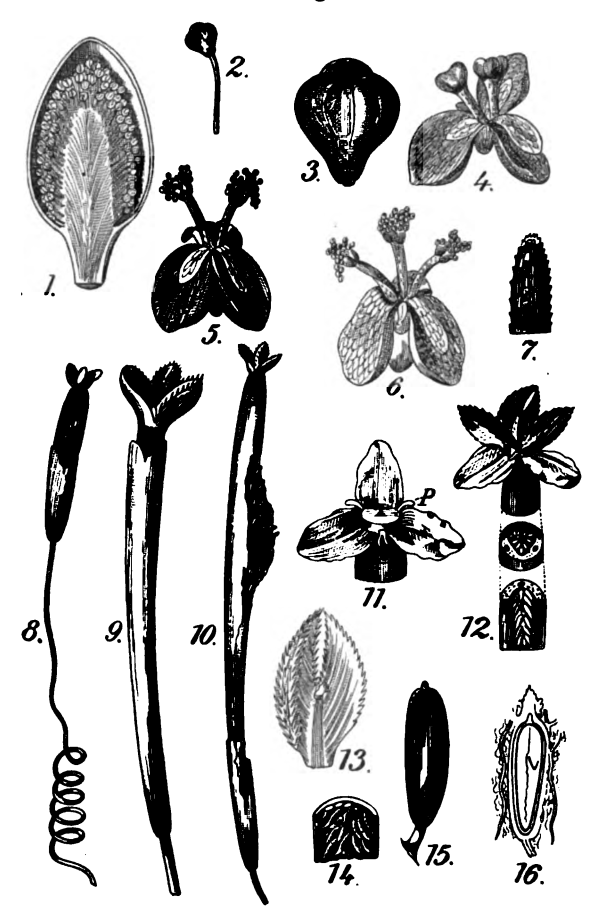


Fig. 427. **Vallisneria spiralis**, nach TURPIN. 1 ♂ Infloreszenz. 2 ♂ Blüte. 3 Idem, stark vergrößert und losgelöst. 4 ♂ Blüte geöffnet. 5 Idem, mit geöffneten Antheren. 6 Idem, aber mit 3 Staubblättern. 7 Blattspitze. 8 Frucht mit Spatha, halb zerstört. 9 Idem, mit Spatha vollständig. 10 Frucht, die Samen entlassend. 11 ♀ Blüte, nach Entfernung des Androeceums, die rudimentären Petala (P) zeigend. 12 ♀ Blüte, oben von der Seite gesehen, 3 Stigmata zeigend, weiter unten Querschnitt und noch weiter unten Längsschnitt des Ovars. 13 Stigma. 14 Stück der Frucht mit den Samen. 15 Same. 16 Längsschnitt eines Samens.

sehr rudimentär sind. Im Gegensatz zu *Enalus* aber sind nicht 6 zweilappige, sondern nur 3 einlappige Narben vorhanden, welche auch nicht, wie bei *Enalus*, zu einem „appareil collecteur" verbunden sind, sondern als 3 frei nach außen sich biegende, stark papillöse Lappen aus der an der Oberfläche des Wassers sich öffnenden Blüte hervorragen. Die ♀ Blüte von *Vallisneria* steht entschieden der von *Elodea* näher als der von *Enalus*, läßt sich aber doch auch von *Enalus* ableiten, unter Annahme einer Reduktion der Zahl der Karpelle.

Die ♂ Blüten sind etwas zygomorph, indem sie 3 etwas ungleiche Kelchblätter haben und die Stamina oft auf 2 reduziert sind, 3 kleine Petala, jedoch weit besser entwickelt als in den ♀ Blüten, sind vorhanden.

Die ♂ Blüten lassen sich also recht leicht von denen von *Enalus* ableiten und stehen diesen bestimmt näher als denen von *Elodea*, welche 9 Stamina haben. Wie bei *Enalus*, erheben sich die ♀ Blüten an die Wasseroberfläche, und die ♂ Blüten schwimmen an sie heran. Ihre Antheren können aber hier die Narben direkt erreichen und so die Bestäubung besorgen.

An *Vallisneria* schließt sich

Lagarosiphon

an, von der gewisse Arten, wie z. B. *Lagarosiphon muscoides*, einer *Elodea* oder *Hydrilla* habituell sehr ähnlich sehen können, sich aber von dieser untererscheiden durch die alternierenden Blätter, welche nur ausnahmsweise so genähert sind, daß sie scheinbar quirlig stehen. Im Gegensatz zu *Vallisneria*, welche mehrere Nerven hat, sind die Blätter einnervig. Den Uebergang zu *Lagarosiphon* bildet die Sektion *Nechamandra* von *Vallisneria*, die nur eine Art, nämlich *Vallisneria alternifolia* Roxb., zählt, welche sogar von Bentham und Hooker unter dem Namen *Lagarosiphon Roxburghii* schon *Lagarosiphon* zugezählt wird. Diese Pflanze des tropischen Asiens und der Insel Sokotra kann recht gut als eine *Vallisneria* mit verlängertem statt gestauchtem Stamme aufgefaßt werden, sie hat die Tracht eines *Potamogeton crispus*; ihre Blätter stehen anscheinend 2-zeilig und sind durch deutliche Internodien getrennt. Reduktion der Blätter dieser *Vallisneria Roxburghii* würde dann zu *Lagarosiphon* führen, eine Blattreduktion, welche möglich wurde durch die Verlängerung der aufwärtsstrebenden Achse, die ja die Blätter in günstigere Beziehung zum Licht bringt als die gestauchte Achse von *Vallisneria* am Boden des Wassers.

Auch *Lagarosiphon* hat noch viele männliche, sich wahrscheinlich loslösende Blüten in einer Spatha und auf eine Blüte reduzierte ♀ Infloreszenzen. Die ♀ Blüte erreicht aber die Oberfläche durch Verlängerung ihrer Perianthröhre wie bei *Elodea*, nicht durch Verlängerung der Infloreszenzachse wie bei *Vallisneria*; die Spatha kommt also nicht an die Oberfläche des Wassers, sondern bleibt auf dem Stengel sessil.

Auch in der Zähnelung der Blätter, welche bei *Vallisneria* nur an der Spitze angedeutet ist, erinnert *Lagarosiphon* an die

Hydrilloideae.

Die Streckung der Achse bei den hierher gehörigen Pflanzen bewirkte, daß die Blüten an die Oberfläche des Wassers gelangen konnten, ohne sich loszulösen, bei *Elodea* fand denn auch eine Reduktion der Zahl der ♂ Blüten statt, welche sich bei gewissen Arten, wohl als Erinnerung an ihre Ahnen, noch loslösten, bei anderen aber, z. B. bei *E. chilensis*, sich nicht mehr ablösen, bei *Hydrilla* dies aber stets tun. *Hydrilla* steht deswegen *Lagarosiphon* wohl noch näher als *Elodea*.

Die Uebereinstimmung von *Hydrilla* und *Elodea* ist aber so groß, daß es wohl genügt, uns bei der Besprechung auf

Elodea

zu beschränken, deren ♂ Blüten ihre Natur als auf eine Blüte reduzierte ♂ Infloreszenzen noch dadurch verraten, daß sie bisweilen noch zu 3 zusammen vorkommen. Die Blätter stehen quirlig, 2 bis 9 in jedem Quirl, die Zweige haben 2 seitliche, nicht stengelumfassende Vorblätter, während *Hydrilla* ein einziges, einnerviges, stengelumfassendes, dorsales Vorblatt besitzt.

Am besten bekannt ist jetzt, durch die Untersuchungen von WYLIE (Bot. Gaz., Vol. 37, 1904),

Elodea canadensis.

Die Blüten stehen meistens allein in den Achseln der Blätter und so weit auseinander, nämlich 15—20 Internodien weit, daß die eine Blüte schon ganz entwickelt ist, bevor die nächst jüngere angelegt wird. Die Pflanze ist diöcisch. In Holland kommen nur ♀ Blüten vor. Die Blüten sind funktionell monosporangiat, Rudimente der fehlenden Teile sind aber vielfach vorhanden, sie müssen also hermaphrodite Ahnen

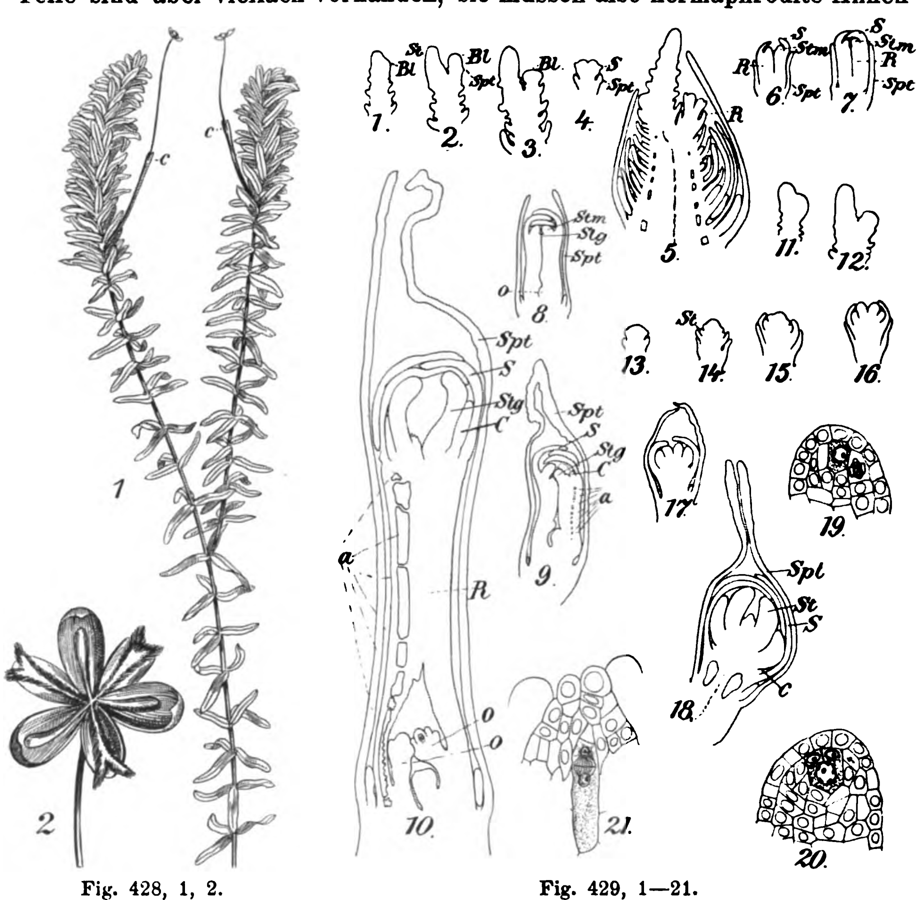


Fig. 428, 1, 2. Fig. 429, 1—21.

Fig. 428. Elodea canadensis, nach CASPARY. 1 Habitus. c Spatha. 2 ♀ Blüte.

Fig. 429. Elodea canadensis, nach WYLIE. 1—3 Frühe Stadien der ♀ Blütenbildung. 1 ♀ Blüte (Bl) eben seitlich am Stengel sichtbar. 2 ♀ Blüte (Bl) auswachsend, fast so groß wie die Stengelspitze (St), Anlage der Spatha (Spt). 3 Stengelspitze wieder in der normalen Lage und weiterwachsend, das Receptaculum der ♀ Blüte sich abflachend. 4 ♀ Blüte etwas älter, Anlage der Sepala (S). 5 Die ♀ Blüte in etwas älterem Stadium, Anfang der Bildung der Blütenröhre (R). 6, 7 Anlage der Staminodien (Stm). 8 Erste Bildung der Stigmata (Stg) und des Ovulums (O). 9 Aelteres Stadium, Anlage der Corolla (C) und der Luftsäcke (a) zeigend. 10 Längsschnitt einer fast fertigen ♀ Blüte, die Röhre (R) sich eben streckend. 11—18 Entwickelung der ♂ Blüte. St Stamina. 19 Längsschnitt eines jungen Nucellus mit Archespor. 20 Abschneidung zweier parietaler Zellen. 21 Teilung der primären sporogenen Zelle.

gehabt haben. Die ♀ Blüte besteht meistens aus 3 Sepalis, 3 Petalis, 3 Staminodien (selten 6) und 3 Narben; die Reihenfolge der Anlage dieser Organe ist: Sepala, Staminodien, Narben, Corolla.

Die Blüte entwickelt eine unglaublich lange Röhre, welche über 30 cm lang werden kann, bei 0,3 mm Durchmesser, also 1000-mal so lang als breit wird. Der untere Teil ist von der 2 bis 3 cm langen Spatha umgeben; das sessile Ovarium zur Zeit der Pollinierung etwa 4 mm lang und weniger als 1 mm breit.

Die ♂ Blüte hat meistens 3 Sepala, 3 Petala (bisweilen sehr rudimentär), 9 Stamina und sehr selten rudimentäre Stigmata, die Entwickelungsfolge ist: Sepala, äußere Stamina, innere Stamina und sehr viel später die Corolla. Die Blüte bildet keine Blütenröhre, und in dem kurzen Blütenstiel bilden sich große Lufträume, die Region einnehmend, in welcher der Stiel zerreißen wird, um der sich loslösenden ♂ Blüte zu erlauben, an die Oberfläche des Wassers zu treten. In der ♀ Blüte entwickeln sich zahlreiche Lufthöhlungen in der Blütenröhre (Fig. 429, 10).

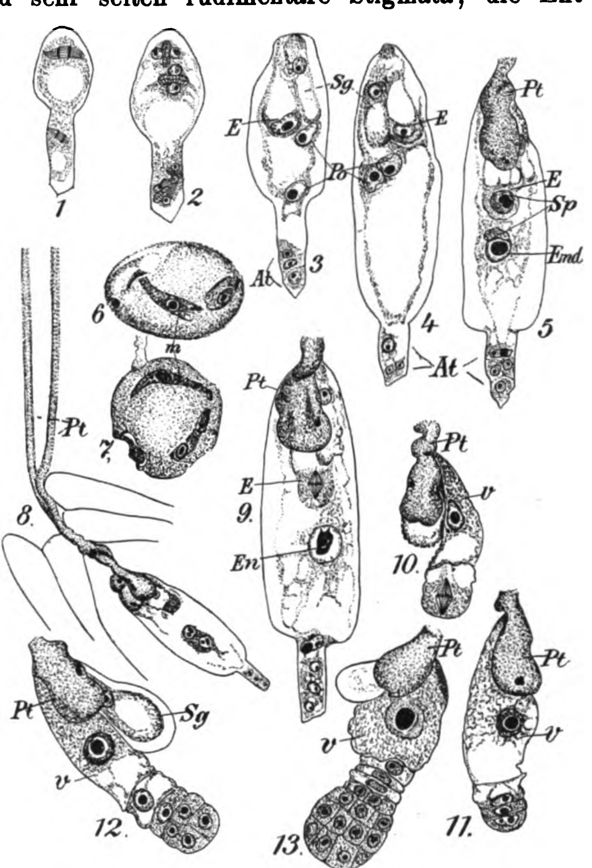


Fig. 430. Elodea canadensis, nach WYLIE. 1 Zweikerniger Embryosack, die Kerne eben in Teilung zur Bildung des 4-kernigen Stadiums. 2 Bildung des 8-kernigen Stadiums. 3—5 Weitere Entwickelung des Embryosackes. Sg Synergide, Po Polarkerne, E Eizelle, At Antipoden, Sp Spermakerne, End Endospermkerne, Pt Pollenschlauch. 6, 7 Aufgeblasene Pollenschlauchspitzen im Ovar, die männlichen Fortpflanzungsorgane (m) noch als deutliche Zellen (Energiden) zeigend. 8 Embryosack, in welchen zwei Pollenschläuche eingedrungen sind. 9—13 Entwickelung des Embryos. v Vesikularzelle.

Meistens werden 4 Makrosporen gebildet, von denen sich jedoch nur eine weiter entwickelt. Der Embryosack bildet bald eine basale Verlängerung, in der sich die antipodale Kerngruppe ausbildet. Die Polkerne fusionieren nicht vor der Befruchtung, die Entwickelung des Embryosackes ist normal.

Die Stamina bilden nur 2 Pollensäcke aus, die Pollenkörner bleiben in Tetraden zusammen und sind schwerer als Wasser; die Exine hat jedoch Stacheln, welche genügend Luft enthalten, um die Pollenkörner schwimmen zu lassen. Im Pollenkorn bilden sich zwei männliche Zellen

aus der generativen Zelle, welche mit ihren zugespitzten Enden zusammenhängen und in dieser Weise verklebt, den Pollenschlauch heruntergleiten.

Die ♀ Blüte ist undurchdringlich für Wasser und bildet, wenn sie an die Oberfläche des Wassers tritt, eine Depression in die Kohäsionsschicht der Wasserfläche. Jede ♀ Blüte liegt also in einer Vertiefung der Wasseroberfläche, und die auf dem Wasser schwimmenden Pollenkörner gleiten in diese Vertiefung hinein und erreichen so die Stigmata.

Die Pollenschläuche wachsen auf die Mikropylen zu, einige erreichen diese aber nicht, und schwellen in der Ovarialhöhlung an ihren Spitzen bedeutend an. In solchen aufgeblähten Pollenschlauchspitzen können die männlichen Gebilde deutlich als Zellen statt, wie üblich, als nackte Kerne gesehen werden.

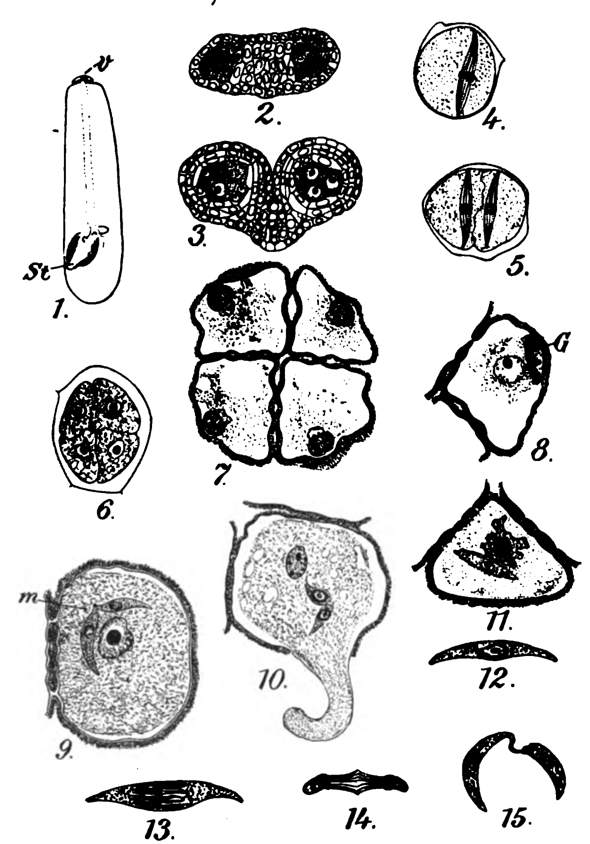


Fig. 431. Elodea canadensis. 1 Längsschnitt des Embryos vom reifen Samen (diagrammatisch). v die zusammengedrückte Vesikularzelle am Wurzelende, St Stengelspitze mit Nebenwurzeln an ihrer Basis. 2, 3 Entwickelung der Anthere; in Fig. 3 Sporenmutterzellen gebildet. 4 Erste Teilung der Sporenmutterzelle. 5 Teilung der Tochterzellen. 6 Junge Tetrade noch in der Sporenmutterzelle. 7 Die Kerne der Pollenzellen teilen sich simultan in der Tetrade. 8 Abschneiden der generativen Zelle (G). 9 Pollenkorn zur Zeit der Bestäubung mit Schlauchkern und zwei Spermazellen (m). 10 Keimendes Pollenkorn auf dem Pistill, die männlichen Zellen sich in den Schlauch begebend. 11 Stadium auf Fig. 8 folgend, der Schlauchkern amöboid, die generative Zelle verlängert. 12 Generative Zelle vor der Teilung. 13—15 Teilung der generativen Zelle zur Bildung der Spermazellen.

Doppelte Befruchtung findet statt. Erst nachdem der Embryo zweizellig geworden ist, teilt sich der Endospermnucleus, eine sehr ungewöhnliche Verspätung. Die Suspensorzelle schwillt in ganz ungewöhnlichem Grade an. Der Embryo ist vom gewöhnlichen Monokotylentypus, die Primärwurzel funktioniert wohl nicht, und schon innerhalb des Samens bildet die Plumula Adventivwurzeln.

Kehren wir jetzt zu den *Vallisnerioideen* zurück. Außer *Vallisneria* wird dazu meistens die Gattung

Blyxa

gebracht, welche meines Erachtens aber nicht mit *Vallisneria* gleichen Ursprungs ist, sondern am besten von einem *Ottelia*-ähnlichen Ahnen abgeleitet wird, bei dem hermaphrodite Blüten einzeln stehen.

Mit *Ottelia* hat auch die Spatha von *Blyxa* große Aehnlichkeit, und bei den meisten *Blyxa*-Arten sind die Blüten noch hermaphrodit. Nur bei der Untergattung *Saivala* sind die Blüten eingeschlechtlich. Die Spathen sind gestielt, bei der Untergattung *Diplosiphon* mit beblättertem Stengel jedoch fast sitzend. Die Korollenblätter, von denen eines bisweilen fehlschlägt, sind etwa doppelt so lang wie die Kelchblätter, jeder dieser Kreise ist 3-gliederig. Die Laubblätter sind spitz, rosettenartig gedrängt und mehrnervig oder bei den Arten mit verlängerten Stengeln einnervig.

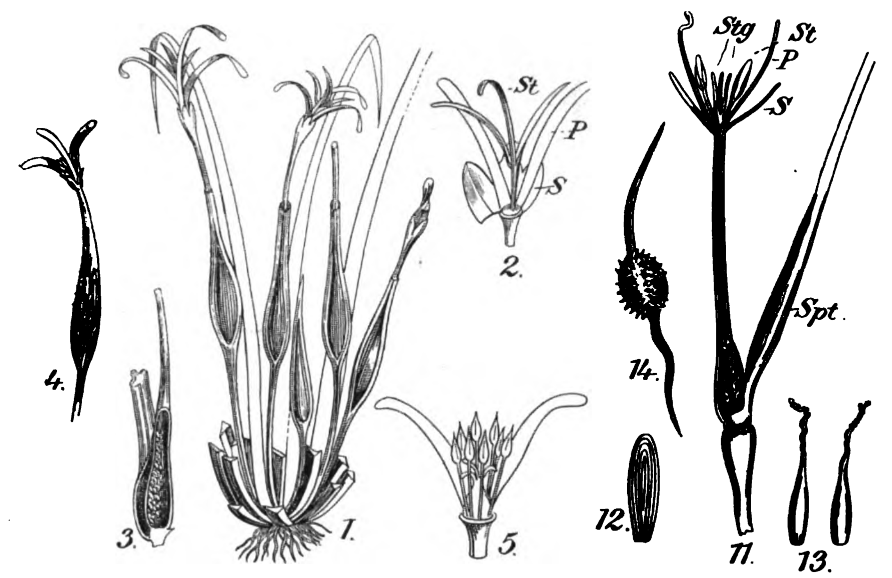


Fig. 432. Blyxa. 1—5 Blyxa octandra (ROXB.) PLANCH. (Sektion Saivala), nach ROXB. bezw. RICHARD. 1 Teil eines Stockes mit mehreren Blütenständen. 2 ♀ Blüte (Röhre abgeschnitten), die Kelchblätter (S) ausgebreitet. P Corolla, St Stigmata. 3 Frucht im Längsschnitt. 4 ♂ Spatha mit einer geöffneten Blüte. 5 ♂ Blüte, Kelch und das vordere Kronenblatt entfernt; dazwischen die Stamina und die Narbenrudimente. 11—14 Blyxa echinosperma (CLARKE) MAXIM. (Sektion Diplosiphon), nach CLARKE. 11 Blüte im Längsschnitt. 12 Kelchblatt. 13 Zwei Petala. 14 Same.

Es gehören hierher die Untergattungen:

Saivala mit eingeschlechtlichen Blüten in gestielten Spathen, bei denen die ♂ Blüten 6 oder 8 (selten 9) Stamina und 3 Narbenrudimente haben. Hierher *B. octandra* mit rosettenartig gedrängten Laubblättern aus Ostindien und *B. radicans* mit kriechendem, an der Spitze rosettenartig gestauchtem Stamm und 6 Staubblättern, im südäquatorialen Westafrika, und

Diplosiphon mit zwitterigen Blüten und 3 Staubblättern, mit 5 Arten, den ostafrikanischen Inseln, Süd- und Ostasien angehörig.

Von den *Hydrocharitaceen* bleiben nun noch die

Halophiloideae

zu besprechen übrig. Hierher gehört nur eine Gattung,

Halophila,

welche sehr schwer abzuleiten ist. Sie ist sehr stark angepaßt an die Bestäubung unter Wasser, eine Korolle fehlt, die ♂ Blüten be-

stehen aus 3 Kelch- und 3 Staubblättern und die ♀ Blüten aus 3 stark reduzierten (bisweilen auch 2, 4 oder 5) Kelchblättern und 3 sehr langen, fadenförmigen Narben. Der Pollen ist fadenförmig, mehrzellig und sinkt bei diesen ganz untergetauchten Meeresgewächsen auf die langen Narben hinunter. Es gibt eine Anzahl Arten im Indischen Ozean und in der Südsee, sowie an den Antillen und bei Australien.

Die Fig. 433, 1—16 möge einen Eindruck der Pflanzen geben.

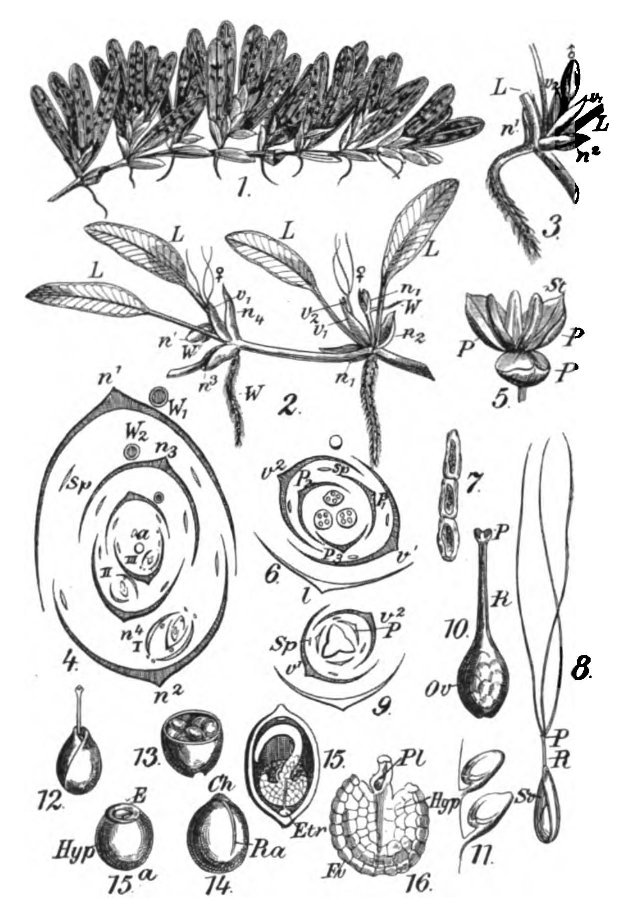
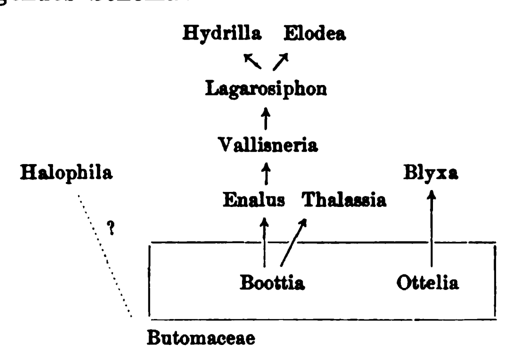


Fig. 433. **Halophila.** 1 **Halophila stipulacea** (FORSK.) in dem als **Zostera bullata** (DC.) bezeichneten Zustande, nach HEMPRICH und EHRENBERG in ASCHERSON und GÜRCKE in ENGLER und PRANTL. 2—16 **Halophila ovalis**, nach BALFOUR. L Laubblätter, n Niederblattpaare, ♀ weibliche Blüte, v Spathablätter, W Wurzeln, Sp Achselschuppen, P Kelchblätter, R Halsteil der Spatha, Sv Spatha, Ov Ovar, Etr Embryoträger, Hyp Hypokotyl, Ra Raphe, Ch Chalaza, Pl Plumula. 2 Stück einer ♀ Pflanze. 3 Seitensproß einer ♂ Pflanze. 4 Diagramm eines Sproßteiles mit 3 Seitensprossen I, II, III. 5 ♂ Blüte. P Kelchblätter. 6 Diagramm eines ♂ Blütenstandes. 7 Dreizelliges Fragment eines Pollenfadens. 8 ♀ Blüte. 9 Diagramm eines ♀ Blütenstandes. 10 ♀ Blüte ohne Spatha und ohne Narbe. 11 Zwei Ovula. 12 Frucht von der Spatha umhüllt. 13 Frucht quer durchschnitten. 14 Same. 15 Same längs durchschnitten. 15ª Embryo. 16 Unterer Teil des Embryo, der Länge nach durchschnitten.

Wir bekommen also für die Verwandtschaftsbeziehungen der *Hydrocharitaceen* folgendes Schema:



Die nächste Familie der *Helobieae*, welche ich besprechen möchte, ist die der

Scheuchzeriaceae oder Juncaginaceae.

Diese sind zweifellos im Vergleich zu den *Alismataceen*, denen sie sehr nahe stehen, reduziert. Das Perianth ist bei ihnen zwar doppelt, aber grün, also nicht deutlich in Krone und Kelch differenziert, ja sogar bisweilen hinfällig. Die Zahl der Stamina beträgt meistens 6, so auch die der Karpelle, welche in zwei Wirteln stehen, oft aber sind 3 Karpelle steril. Sie sind noch vorwiegend apokarp, teilweise Verwachsung kommt aber vor, in welchem Falle sie aber doch zur Fruchtzeit auseinanderfallen.

Die Blütenstände sind terminal, traubig, seltener ährig und meist durch eine Endblüte abgeschlossen. Die *Scheuchzeriaceae* sind proterogyn und windblütig. Besonders reduziert ist *Lilaea*, deren Blüten in allen Kreisen eingliederig sind.

Zur Familie gehören 4 Gattungen, welche sich leicht in folgender Weise unterscheiden lassen:

A. Blüten 4-gliederig, 2-häusig . . . . *Tetroncium*.
B. Blüten 3-gliederig.
  a) Karpelle einsamig . . . . *Triglochin*.
  b) Karpelle mehrsamig . . . . *Scheuchzeria*.
C. Blüten 1-gliederig, ♂, ♀ und ☿ auf derselben Pflanze *Lilaea*.

Die Gattung

Triglochin

besteht aus Stauden oder Kräutern und läßt sich in 3 Subgenera einteilen, nämlich:

1. *Eutriglochin*, wozu unsere *T. palustris* und *T. maritima* gehören, aber auch einjährige Arten aus Australien.
2. *Cynogeton*, welche nur eine völlig apokarpe Art, *T. procera*, enthält, eine flutende Pflanze aus den Sümpfen des extratropischen Australiens und Tasmaniens, welche am Rhizom zahlreiche, 2 bis 3 cm lange, eßbare Knollen bildet.
3. *Pseudotriglochin* mit der einzigen Art *Tr. Maundii* F. v. M., einer bis 1 m hohen Sumpfpflanze aus Australien.

Triglochin maritima wurde in seiner Struktur und Entwickelung von Hill in den Annals of Botany, 1900, p. 83 ff. näher untersucht. Es ist eine Pflanze, welche in Holland auf salzigen Wiesen überall häufig ist. Die Pflanze hat ein ziemlich dickes Rhizom, das an seiner Spitze einen dichten Schopf linearer, meistens halbzylindrischer, etwas fleischiger Blätter von bedeutender (bis 16 cm) Länge trägt. Die Infloreszenz ist eine Traube, die Blüten sind sehr kurzgestielt und sehr zahlreich, und speziell an der Spitze des blühenden Stengels gedrängt. Interessant ist der Umstand, daß die Spitze des Blütenstengels sehr oft von einer Blüte eingenommen wird. Die Blüten sind vorblattlos, grünlich, aber bisweilen violett angehaucht.

Das Perianth besteht aus 2 dreigliederigen Quirlen, dann folgen 2 dreigliederige Kreise von Staubblättern, die mit denen des Perianths alternieren. Es sind ferner 6 Karpelle vorhanden, welche in der Jugend verwachsen, sich aber wieder trennen, wenn die Samen reif sind. Jedes Karpell hat ein federiges Stigma und ist einsamig. Sehr beachtenswert, sagen Buchenau und Hieronymus in Engler und Prantl, ist die sekundäre Verschiebung, welche die äußeren Blütenteile in vielen Fällen erleiden. Die inneren Blütenhüllblätter (nebst

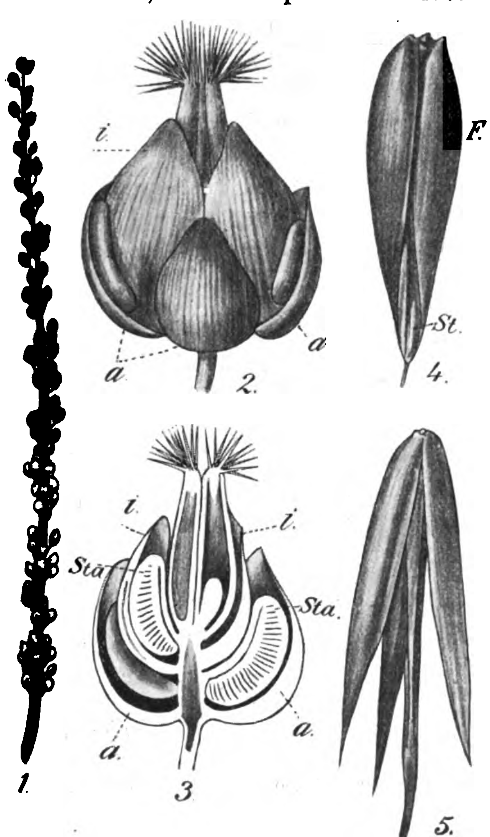


Fig. 434. Triglochin (Sektion Eutriglochin). 1 Triglochin maritima, Infloreszenz, nach Oudemans. 2—4 T. palustris, nach Wettstein. 2 Blüte. 3 Selbige längsdurchschnitten. a. äußerer, i. innerer Perianthwirtel, Sta. Stamina. 4 Unreife Frucht. F. fertile, St. sterile Karpelle. 5 Reife Frucht.

den dicht vor ihnen stehenden Staubblättern) rücken nämlich an der Blütenachse in die Höhe, so daß dadurch diese Blütenhüllblätter höher zu stehen kommen als die äußeren Stamina (vergl. Fig. 434, 3). *Triglochin maritima* ist die einzige Art der Sektion *Eutriglochin*, welche 6 fertile Karpelle hat; bei allen anderen, also auch bei *T. palustris*, werden die 3 inneren steril. *T. palustris* ist besonders noch dadurch interessant, daß sie im Herbste transitorische Zwiebeln (Niederblätter aus der Spitze der Ausläufer und Basis der Laubtriebe) bildet.

Im Rhizom ist eine Endodermis, die der aus den Wurzeln von *Dracaena, Iris* etc. sehr ähnlich ist. Die Gefäßbündel sind konzentrisch, mit dem Xylem das Phloem umgebend, und durch Durchlaßzellen in mehrere Stücke zerlegt. Das Protoxylem liegt nach dem Zentrum der Achse zu. Der Bündelverlauf ist der des gewöhnlichen Palmentypus,

réseaux radicifères werden gebildet. Ein Kambium kann vorhanden sein, ist aber keineswegs häufig. Das beste Beispiel ist in Fig. 435, 2 abgebildet, es wird vom Perizykel gebildet, gegenüber einem jungen Bündel, an dessen äußerer Seite vielleicht eine Andeutung eines aktiven Kambiums, wie bei *Dracaena, Yucca* etc., vorhanden ist.

Die Wurzeln sind adventiv und bilden sich in akropetaler Reihenfolge. Sie zeigen eine deutliche Endodermis und eine pentarche, hexarche oder heptarche Stele. Jede Phloemgruppe ist auf eine einzige, der Endodermis anliegende Siebröhre mit ihrer Geleitzelle reduziert.

Im Blatte sind die Bündel kollateral, in den Blattachseln finden sich die bekannten drüsenartigen Intravaginalschuppen. Im Blütenstengel stehen die Gefäßbündel in einem Kreise, wie bei Dikotylen; sie sind kollateral. Das primäre Meristem zwischen

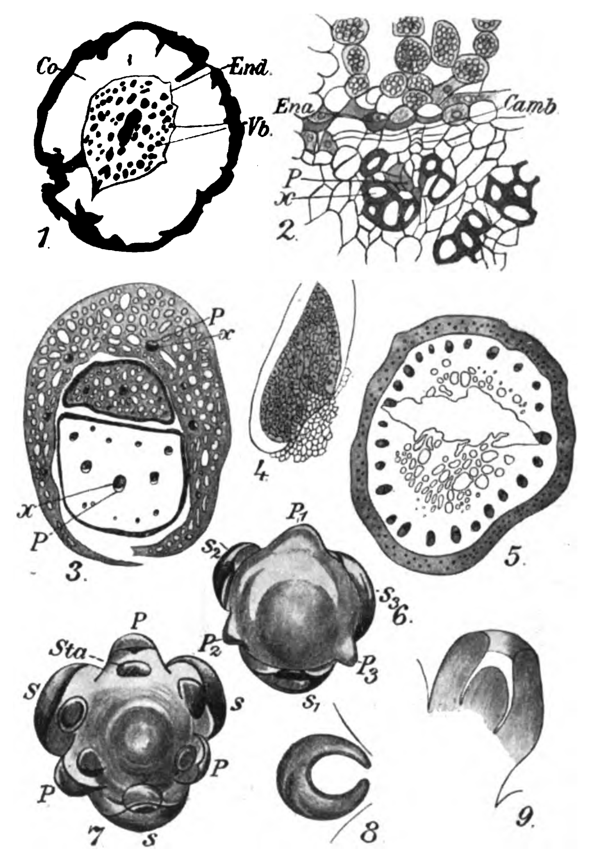


Fig. 435. Triglochin maritima, nach Hill. 1 Diagramm des Querschnittes eines alten Rhizoms. Co Rinde; End Endodermis; Vb Gefäßbündel, das ganz schwarz Gehaltene ist Sklerenchym. 2 Querschnitt eines Teiles eines Rhizoms, das Kambium gegenüber einem jungen Bündel zeigend. Camb Kambium, Ena Endodermis, P Phloem, x Xylem. 3 Querschnitt durch die Blätter. 4 Intravaginalschuppe. 5 Querschnitt durch den Infloreszenzstiel. 6, 7 Blütenentwickelung. S Sepala, P Petala, Sta Stamina. 8 Teil einer Blüte, die hufeisenförmige Anlage eines Karpells zeigend. 9 Längsschnitt eines etwas älteren Karpells, die basale Anlage des Ovulums zeigend.

Phloem und Xylem bleibt lange meristematisch, bevor es aufgebraucht wird, es ist also während einiger Zeit ein Kambium vorhanden, was stark an die Gefäßbündel vieler *Ranunculaceen* erinnert. Beachten wir, daß Infloreszenzstiele oft ancestrale Merkmale zeigen, so mag auch dies für einen Ursprung von *Triglochin* aus Dikotylen sprechen. (Dieser Satz auf meine Verantwortung, Hill hat es nicht gesagt.) Die Blütenteile sind zu alternierenden dreigliedrigen Wirteln in akropetaler Reihenfolge gestellt. Das vordere Kelchblatt erscheint zuerst. Das Ovulum ist basal. Im Embryosack ist der Umstand interessant, daß die Zahl der Antipoden sehr groß sein kann (3—14), daß die Polarkerne erst nach der Befruchtung verschmelzen und daß, wie bei *Lilaea,* das Endosperm zeitlebens auf dem Stadium wandständiger Kerne verharrt.

Die Embryobildung ist die für Monokotylen übliche; eine Basalzelle wird gebildet, die Stammspitze entsteht wie bei *Alisma* scheinbar lateral, der Embryo biegt sich aber nicht.

Die Gattung *Scheuchzeria* enthält nur eine Art, unsere bekannte *Scheuchzeria palustris,* und auch *Tetroncium* ist monotypisch: *T. magellanicum* aus der Magelhaenstraße vom Habitus unserer *Triglochin maritima.*

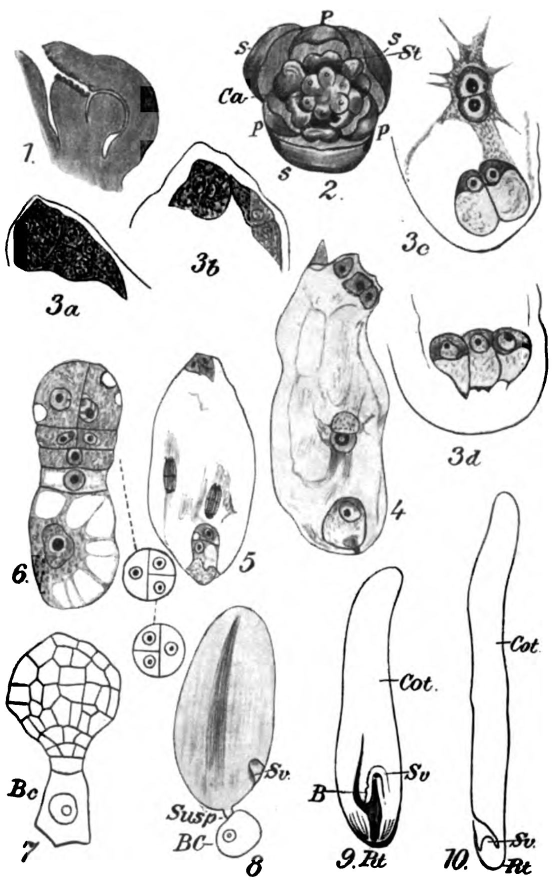


Fig. 436. **Triglochin maritima**, nach Hill. 1 Längsschnitt eines etwas älteren Karpells als das der Fig. 435, 9, das Ueberbiegen der äußeren Wand und die Ausbildung der Narbenfläche zeigend. 2 Noch unreife, aber fertige Blüte. S Sepala, P Petala, St Stamina. Ca Karpelle. 3a—d Schnitte durch einen Embryosack im Augenblicke der Aneinanderlegung der Polarkerne. 3a, 3b durch das antipodale Ende, die außerordentliche Entwickelung der Antipoden zeigend. 3c, 3d durch das mikropyläre Ende, den normalen Eiapparat zeigend. 4—7 Ausbildung des Embryos. Bc Basilarzelle. 8—10 Weitere Entwickelung des Embryos. Susp Suspensor, Sv Stammvegetationsspitze, Rt Wurzel, Cot Kotyledon, B Stengelblatt.

Die Gattung

Lilaea

zählt auch nur 1 Art: *L. subulata,* ein grasartiges Sumpfgewächs aus Nord- und Südamerika. Die Blüten stehen in Aehren, die in der Mitte der Aehre sind hermaphrodit (1 Perianthblatt, 1 Karpell, 1 Stamen), die unteren weiblich, indem das Staubblatt, die oberen männlich, indem das Karpell fehlt. Die Aehren werden von langen Schäften getragen, an ihrer Basis befinden sich weiter gewöhnlich ganz nackte ♀ Blüten, welche nur aus einem Karpell bestehen, das jedoch einen bis 14 cm langen, fadenförmigen, später abfallenden Griffel bildet und sich zu einer an der Spitze mit 2 Lappen gezierten Frucht, von anderer Gestalt als die aus den Aehrenblüten hervorgehende, ausbildet.

Für den merkwürdigen morphologischen Sproßaufbau vergleiche man Hieronymus in Buchenaus Bearbeitung der *Juncaginaceen* in Engler und Prantl.

Das einzige Perianthblatt kann nach Hieronymus auch als Anhangsgebilde des Staubblattes, den Konnektivschuppen von *Ruppia* und *Potamogeton* ähnlich, betrachtet werden, eine Deutung, welche nach Hieronymus

zumal deswegen plausibel ist, weil dieses Blatt, das Staubblatt und das Karpell aus einem gemeinsamen Primordium entstehen. Meines Erachtens aber deutet dies gerade darauf hin, daß hier eine Blüte mit 1 Karpell, 1 Stamen und 1 Perianthblatt vorliegt.

Die Entwickelungsgeschichte wurde von CAMPBELL (Ann. of Bot., XII, 1898, p. 1) untersucht, in der Hoffnung, bei dieser in Habitus und Lebensweise an *Isoëtes* erinnernden Pflanze Uebergänge zu den *Pteridophyten* zu finden. Das ist aber nicht gelungen. Interessant an der Entwickelung ist das öftere Vorkommen

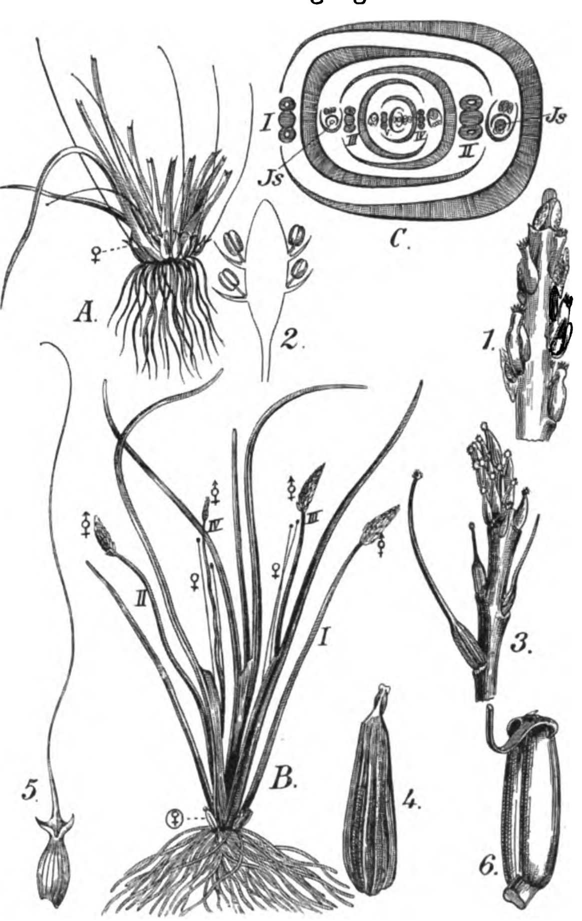


Fig. 437. **Lilaea subulata**, nach TURPIN, BUCHENAU und HIERONYMUS. A Unterer Teil einer Pflanze, die nackten, langgriffeligen ♀ Blüten zeigend. B Habitusbild: die sukzessiven Achsen sind mit römischen Zahlen bezeichnet, die hermaphroditen Aehren mit ⚥, die weibliche, nackte, langgriffelige Blüte mit ♀, die Früchte nach dem Abfallen des Griffels mit (♀) angedeutet. C Diagramm nach einem Querschnitt durch die Basis einer kräftigeren Pflanze. Js Innovationssprosse. 1 Schmächtiger Aehrenblütenstand. 2 Längsschnitt durch den männlichen Teil einer Aehre. 3 Unreife Fruchtähre, welche zufällig zum Teil unter Wasser gekommen war und an welcher sich Uebergangsformen von lang- und kurzgriffeligen Fruchtknoten gebildet hatten. 4 Karyopsis einer kurzgriffeligen Aehrenblüte. 5 Eine solche einer basalen, langgriffeligen ♀ Blüte. 6 Eine solche nach dem Abbrechen des Griffels.

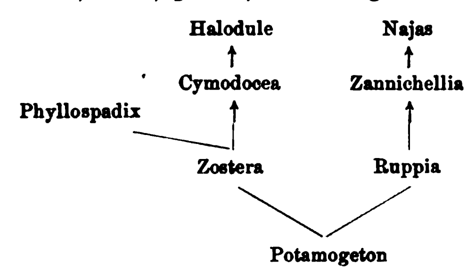
einer größeren als der üblichen Zahl von Zellkernen im Embryosack vor der Befruchtung, die Bildung sehr großer Antipodenzellen und der Umstand, daß die Wurzel lateral am Embryo entsteht, was CAMPBELL für ein primitives, an *Isoëtes* erinnerndes Merkmal hält. Auch werden hier, im Gegensatz zu allen anderen *Angiospermen*, mit Ausnahme von *Naias flexilis* und wahrscheinlich *Zannichellia*, die Mikrosporangia vom Plerom und nicht von der äußeren Schicht des Periblems gebildet.

An *Lilaea* möchte ich die Familie der

Zosteraceae

anschließen, welche meistens mit anderen Familien zu der sehr wenig einheitlichen großen Familie der *Potamogetonaceae* zusammengeworfen wird.

Der Sproßbau von *Zostera* ist wie der von *Lilaea* sympodial, und man kann sich *Zostera* sehr gut aus *Lilaea* hervorgegangen denken, unter der Annahme, daß die Aehren von *Lilaea* ungestielt geworden sind und dadurch von der Scheide der Blätter wie von einer Spatha eingehüllt werden. Wie bei *Lilaea* besteht die Blüte von *Zostera* aus 1 Karpell und 1 Stamen (hier aber mit getrennten Antherenhälften), während ein einblätteriges Perianth bisweilen vorhanden ist, sehr oft aber fehlt. Ob aber der Vorgang so war, ist eine andere Frage; die systematische Stellung von *Zostera* ist noch sehr unsicher, das betonen auch diejenigen, welche, wie CHRYSLER, *Zostera* an ganz anderer Stelle anschließen, nämlich an *Potamogeton*, den er für die primitivste Gattung einer großen Familie hält, deren Verwandtschaftsbeziehungen sich nach CHRYSLER (Bot. Gaz., Vol. 44, 1907, p. 184) etwa folgenderweise gestalten würden:



Die Aneinanderreihung dieser Gattungen durch CHRYSLER hat ihren Ursprung in dem Wunsche, auf anatomischem Wege diejenigen Monokotylen zu finden, welche den Dikotylen, aus denen sie nach CHRYSLERS Meinung entstanden sind, am nächsten stehen. Als solche meint er *Potamogeton* ansprechen zu dürfen, hauptsächlich

1) weil der Stengel nicht eine verkürzte Achse ist wie bei vielen Monokotylen, wie z. B. das Rhizom von *Triglochin,* welches wohl verkürzt und verdickt ist, als Anpassung an seine geophile Lebensweise;
2) weil die gesonderten Stränge in der Stele von einer Art wie *P. pulcher* primitiver sind als der zusammengesetzte oder fusionierte Gefäßbündelzylinder bei *Zostera* u. a.;
3) weil, mit Ausnahme von *Triglochin,* der dikotyle Gefäßbündelverlauf im Infloreszenzstiel von *Potamogeton* deutlicher ist als bei einer der anderen untersuchten Gattungen;
4) weil im Phloem die Geleitzellen so deutlich sind wie bei Dikotylen;
5) weil die Infloreszenz eine Aehre oder eine Spadix, also eine primitive Infloreszenzart ist;
6) weil die Blüten hermaphrodit und 4-gliederig sind, was eine charakteristisch dikotyle Zahl ist, wenn auch die Wirtel nicht in der einfachsten Weise alternieren.

Daraus geht aber meines Erachtens nur noch hervor, daß *Potamogeton* noch manche dikotyle Eigenschaften besitzt, es wird aber noch nichts über seinen mutmaßlichen Anschluß ausgesagt, noch weniger über die aus ihm zu erfolgende Ableitung von *Zostera.* Das gibt auch CHRYSLER zu, indem er sagt, daß die Gefäßbündelverhältnisse von *Zostera* zwar von einer Anordnung wie bei *Potamogeton* hergeleitet werden können, daß aber die Aehnlichkeit keineswegs auffallend ist, so daß „the affinities of this genus are by no means clear“.

Wir wollen uns denn auch auf eine kurze Beschreibung dieser Gattung beschränken.

Es gehören hierher 5 Arten an den Küsten der beiden gemäßigten Zonen, die den Polarkreis und den südlichsten Wendekreis nur um einige Grade, den nördlichen Wendekreis aber wohl nicht überschreiten. Die bekannteste Art ist *Zostera marina*, das Seegras, welches an den Küsten von Europa, Kleinasien, Ostasien und Nordamerika vorkommt, merkwürdigerweise aber in Nordafrika zu fehlen scheint.

Der Stamm des Seegrases kriecht im Schlamme, ist monopodial und trägt die langen, bandförmigen, alternierenden Blätter; mit der Blütenbildung aber geht der bis dahin monopodiale Wuchs in einen sympodialen über (Fig. 438, 8); der relative Hauptsproß des aufstrebenden blühenden Sprosses (Fig. 438, 8 I) bildet sein vorletztes Blatt als scheidenförmiges

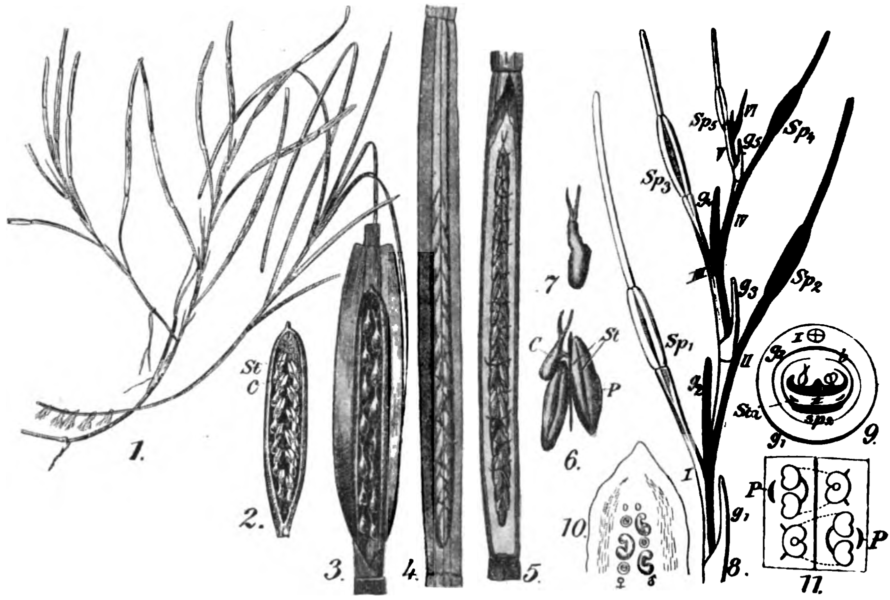


Fig. 438. Zostera marina. 1 Habitus eines fruchtenden Exemplares, nach REICHENBACH. 2 Blühende Aehre (Spadix), nach TURPIN. St Stamen, c Karpell. 3 Reife Früchte, nach TURPIN, der Scheidenteil des Blattes aufgeschlitzt. 4 Infloreszenz (Aehre) in den Scheidenteil eines Blattes eingeschlossen, nach WETTSTEIN. 5 Selbige nach Entfernung des vorderen Teiles der Blattscheide, nach WETTSTEIN. 6, 7 nach WETTSTEIN. 6 Blüte. P Perianthblatt, C Karpell, St Stamen mit getrennten Antherenhälften. 7 Karpell. 8—11 nach EICHLER. 8 Schema des Gesamtwuchses. I, II, III die sukzessiven Sproßgenerationen, die, um sie deutlicher gegeneinander abzugrenzen, abwechselnd schraffiert und weiß gelassen sind: g_1, g_2 etc. die Grund- oder Vorblätter, Sp_1, Sp_2 etc. die Spathablätter der sukzessiven Sprosse. 9 Grundriß des Sprosses II, aus der Achsel des Vorblattes g_1, an der Abstammungsachse I, g_2 sein eigenes Vorblatt, sp_2 seine Spatha, St. i Intravaginalschuppen. II der Spadix mit Antheren und Fruchtknoten, bei b ein Perianth. 10 Oberer Teil eines jungen Spadix mit den Blütenanlagen, nach HOFMEISTER. 11 Ein Teil des Spadix mit 2 Blüten in theoretischem Schema. P Perianth. Halbantherenpaar und Fruchtknoten als Blüte zusammengefaßt, was durch die Punktierung angedeutet ist. Der mittlere Vertikalstrich soll die Mittelrippe angeben.

Niederblatt (Fig. 438, 8 g_1), das oberste als laubige Spatha (Fig. 438, 8 Sp_1) aus, in deren Scheide der Sproß mit dem flachgedrückten Blütenkolben abschließt.

In der Achsel des Niederblattes (g_1) bildet sich ein Sekundansproß (II), der aber am primanen (I) eine Strecke hinaufwächst, so daß er mitten am Internodium zu entspringen scheint; aus seinem Niederblatt (g_2) entsteht wieder ein Achselsproß des nämlichen Verhaltens, und so geht die

Sache fort, bei *Zostera marina* wohl bis zur 12., bei *Zostera nana* etwa bis zur 6. Sproßgeneration. In den Spathis befinden sich 2 Intravaginalschuppen (Fig. 438, 9 St. i).

Der Kolben trägt eine Anzahl aus einem Perianthblatte, einem Fruchtknoten und einem Staubblatt mit 2 getrennten Antherenhälften bestehender Blüten, denen jedoch oft das Perianth fehlt.

Zostera galt lange als ein Beispiel einer Pflanze, bei welcher der Pollen ohne Reduktionsteilung aus der Mikrosporenmutterzelle entstehen sollte, aber 1901 gelang es O. ROSENBERG (Ueber die Pollenbildung von Zostera, Meddel. Stockholms Högsk. Bot. Inst., p. 21), auch diesen letzten Fall aus dem Weg zu räumen und zu zeigen,

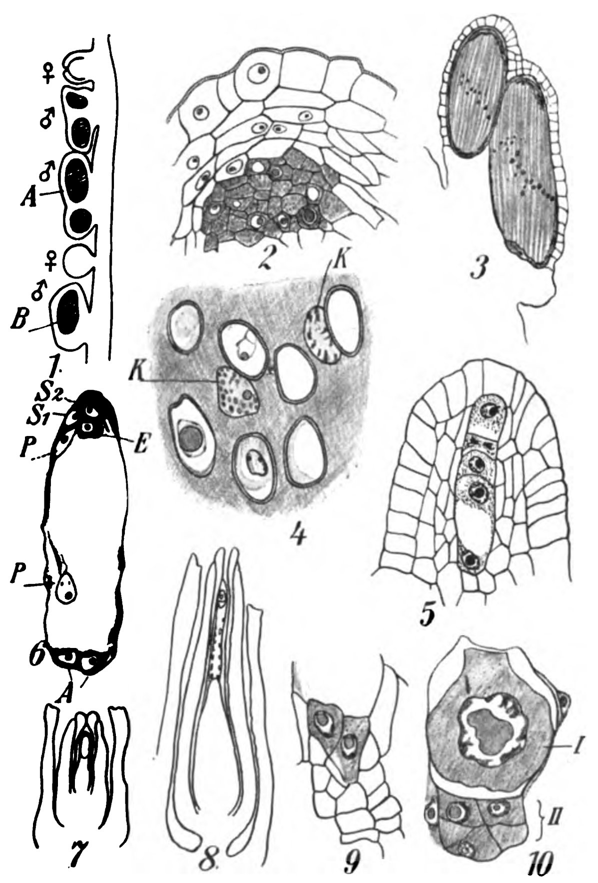


Fig. 439. Zostera marina, nach ROSENBERG. 1 Längsschnitt durch eine sehr junge Infloreszenz, ♂ männliche, ♀ weibliche Blütenanlagen. A, B Antheren, in denen die Pollenmutterzellen schon bedeutend gestreckt sind. 2 Querschnitt durch ein junges Archespor mit den Pollenmutterzellen. 3 Längsschnitt durch eine Anthere mit fast reifem Pollen, in welchem die Nukleolen der Kerne hervortreten. 4 Querschnitt eines Antherenfaches mit Pollenfäden und freien Kernen (K) in dem zwischenliegenden, durch Degeneration der Tapetumzellen entstandenen Plasma. 5 Makrosporentetrade (in einer Reihe angeordnet), von der die untere Zelle eben gekeimt ist. 6 Fertiger Embryosack mit 2 Polkernen (P). 7, 8 Zwei verschiedene Stadien der Entwickelung eines Ovulums, um die Größenzunahme des unteren Teiles des Nucellus nach der Keimung der Makrospore zu zeigen. 9 Zwei Antipoden im unteren Teile des Embryosackes. 10 Junger Embryo. I Basalzelle, II der eigentliche Embryo.

daß auch hier der sonderbare, fadenförmige Pollen (2000 bei 8 μ) durch Tetradenteilung aus der Pollenmutterzelle entsteht, wenn auch die Fadenform die Bildung einer typischen Tetrade verhindert, so daß die Mikrosporen in einer Ebene nebeneinander in der Mutterzelle liegen. Bei dieser Tetradenteilung wird die Chromosomenzahl von 12 auf 6 reduziert. Die Embryologie von *Zostera* war schon früher von ROSENBERG in Bihang Handl. Svensk. Vetensk. Akad., Bd. 27 [3], No. 6, p. 262, Taf. beschrieben, über die Befruchtung hoffte er später zu berichten, was bis dato, so weit mir bekannt, nicht geschah.

Erstere Arbeit ist mir leider nur im Referat zugänglich, aus letzterer sei folgendes mitgeteilt: Fig. 439, 1 zeigt einen Längsschnitt durch einen

sehr jungen Blütenstand mit 3 Antherenhälften und zwei jungen Pistillen. Die Antherenhälften sind zweifächerig. Die Archesporzellen sind schon in jungen Stadien langgestreckt, strecken sich bald mehr und mehr, wobei ihre Längsachse einen scharfen Winkel mit der Blütenachse macht (Fig. 439, 1 A, B), schließlich aber kommen sie mehr oder weniger parallel mit dieser zu liegen (Fig. 439, 3). Die Tapetumzellen lösen sich später auf, und so liegt zwischen den Mikrosporen eine vielkernige Plasmamasse (Fig. 439, 4). Aus der Makrosporenmutterzelle entstehen in einer Reihe 4 Makrosporen (Fig. 439, 5), von denen nur die untere sich zum

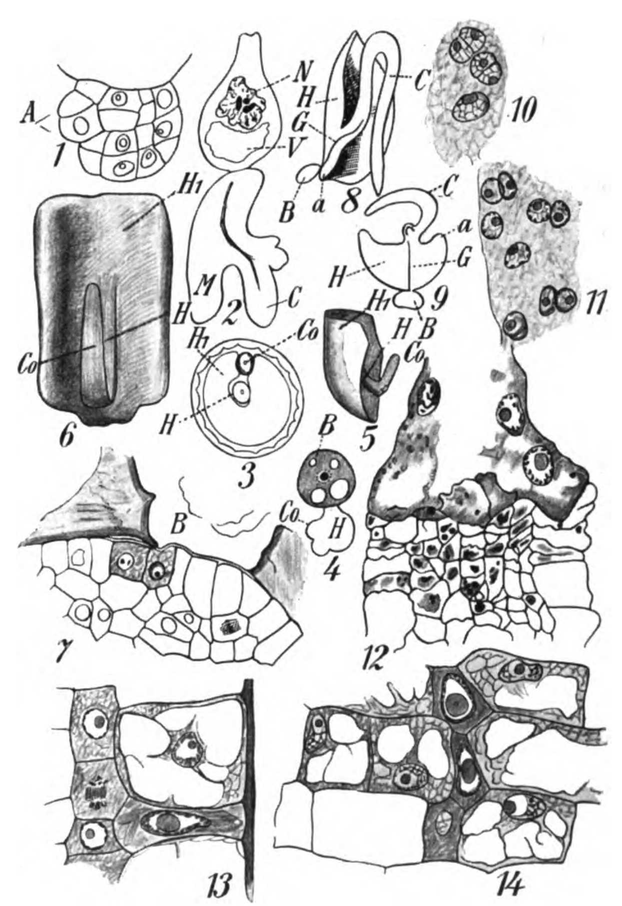


Fig. 440. Zostera marina. 3—6 nach GOEBEL, alle anderen nach ROSENBERG. 1 Längsschnitt durch einen jungen, fast kugeligen Embryo, links die Anlage (A) von Kotyledon und Stammscheitel. 2 Bedeutend älteres Stadium. N der Kern, V die Vakuole der Basalzelle, C Kotyledon, M die mantelförmige Anschwellung des Hypokotyls. 4 Stadium, etwas älter als das der Fig. 1. H seitliche Anschwellung, Co Kotyledon, B Basalzelle. 3 Querschnitt eines Samens. Co Kotyledon, H der nicht angeschwollene Teil des Hypokotyls, H_1 der mantelförmige Teil des Hypokotyls. 5 Embryo freipräpariert, von der Seite. Buchstaben wie in Fig. 3, so auch in Fig. 6, die einen Embryo von vorne betrachtet darstellt, dessen Mantel durch Quellung sich stärker ausgebreitet hat als im Samen. 7 Längsschnitt durch die Ansatzstelle von Embryo und Basalzelle (B). 8 Erwachsener Embryo halbiert. B Basalzelle. G Gefäßbündel. 9 Embryo von Halophila, nach BALFOUR, zum Vergleich, a hypokotyler Auswuchs. 10, 11 Verschmelzung freier Endospermkerne. 12 Unterer Teil des Embryosackes bei der Endospermbildung und Nucellargewebe. 13 Längsschnitt. 14 Flächenansicht der Wurzel mit Durchlaßzellen.

Embryosack entwickelt (Fig. 439, 5). Die Keimung des Embryosackes verläuft ganz normal, währenddessen vergrößert sich stark der untere Teil des Nucellus (vergl. Fig. 439, 8 mit 7), und die 3 Antipodenzellen senken sich mehr oder weniger in das Nucellargewebe ein (Fig. 439, 9). Nach der Befruchtung teilt sich der Embryo in 2 Zellen, von denen die eine (Fig. 439, 10 I) zur blasigen Basalzelle wird, die zweite (Fig. 439, 10 II) sich zum Embryo entwickelt.

Der junge Embryo wird zunächst kugelig (Fig. 440, 1) und fängt alsbald an sich zu krümmen infolge einer reichlichen Teilung der Zellen der einen Seite (H, Fig. 440, 4), wodurch die Kotyledon- und Stamm-

anlagen seitlich orientiert werden. Ein späteres Stadium zeigt Fig. 440, 2. Der Kotyledon C ist hier stark herangewachsen, die seitliche Partie M zum bekannten mantelförmigen Körper geworden, der in Fig. 440, 5 mit H[1] angedeutet ist. Im Samen (Fig. 440, 3) umgibt diese mantelförmige Partie bald den Kotyledon (Co). Keim und Nebenwurzel sind nicht vorhanden, der obere Teil des Hypokotyls (H) schwillt nach der Auffassung GOEBELS nicht an, der untere Teil (H_1) wird zum mantelförmigen Körper. Man vergleiche darüber auch das bei *Ruppia* Gesagte. Bei der Endospermbildung ist interessant, daß die freien Endospermkerne öfters fusionieren (Fig. 440, 10, 11).

In der Wurzel der *Zostera*-Pflanze sind die Durchlaßzellen (Fig. 440, 13, 14) bemerkenswert. Als solche betrachtet wenigstens ROSENBERG die abgebildeten kurzen Zellen. Aehnliche kurze Zellen, welche aber später zu Wurzelhaaren auswachsen, hat JUEL bei *Alisma* u. a. beschrieben.

Sowohl im kriechenden Rhizom, wie in den aufsteigenden Blütensprossen von *Zostera* ist nach CHRYSLER die allgemeine Struktur dieselbe, d. h. wir finden eine etwas lakunäre Rinde, welche 2 Gefäßbündelstränge enthält und eine enge Stele umschließt. Die Struktur der Stele ist aber in verschiedenen Regionen recht verschieden; im unteren Teile des aufsteigenden Sproßsystems ist sie am einfachsten, um eine zentrale Höhlung enthält sie dort 4 Phloemgruppen und repräsentiert also 4 verschmolzene Bündel. Denselben Zustand findet man in dem apikalen Teile des kriechenden Rhizoms; er wird verursacht durch die distiche Anordnung der Blätter. Von der Blattscheide tritt ein medianes Bündel in die Stele direkt ein, während jederseits 2 oder mehr laterale Bündel fusionieren und den kortikalen Bündeln seitlich sich einfügen, während dieses in derselben Höhe einen Zweig nach der Stele hin entsendet. Auch treten vom Blatte eine große Zahl kleiner Faserbündel ein, welche in der äußeren Region der Rinde verlaufen; im Rhizom können diese dünnwandig sein oder gar fehlen. Der Spadixstiel hat eine ähnliche Struktur wie der Stengel, ein Bündelring, wie bei *Potamogeton*, fehlt, die Stele besteht aus zwei vereinigten Bündeln. Die wohlentwickelte Rinde trennt *Zostera* sofort von *Potamogeton* in anatomischer Hinsicht.

Zur gleichen Familie wie *Zostera* gehört *Phyllospadix,* welche in 2 Arten an der Westküste von Nordamerika, von Kalifornien bis Alaska vorkommt. Sie ist nahe mit *Zostera* verwandt, leicht von ihr abzuleiten und hat nicht, wie in ENGLER und PRANTL angegeben, eine knollenartige Stammbasis, sondern, wie DUDLEY (The genus Phyllospadix, Ithaca 1893, und Phyllospadix, its systematic characters and distribution, Zoë, Vol. 4, 1894, p. 381—385) nachwies, ein verlängertes Rhizom mit abwechselnd links und rechts gestellten Blättern.

Die anatomische Struktur ist, wie CHRYSLER nachwies, der von *Zostera* recht ähnlich. Die Gattungen *Cymodacea* und *Halodule* gehören wohl irgendwo in diese Nähe, bilden vielleicht zusammen eine eigene Familie (siehe S. 654, 663 und später).

Wie gesagt, ist die systematische Stellung von *Zostera* sehr unsicher, doch könnte man sie, wie oben auseinandergesetzt, aus *Lilaea* hervorgegangen denken; nimmt man eine derartige Ableitung aus *Scheuchzeriaceen*-artigen Ahnen an, so kann man dort auch den Ursprung der

Posidoniaceae

suchen, welche man sich aus einem *Triglochin*-artigen Ahnen entstanden denken könnte.

Wie bei *Zostera*, hat die einzige hierher gehörige Gattung

Posidonia,

wie MAGNUS (Bot. Ztg. 1871, 1872) nachwies, in der Rinde zahlreiche kleine Faserbündel und einige wenige Gefäßbündel. Ueberdies findet sich in der Nähe der Stele mechanisches Gewebe. Die Blüten sind polygam. Die Zwitterblüten (Fig. 441, 2) haben 3 Stamina, welche also sehr gut durch Reduktion aus den 6 Staubblättern von *Triglochin* entstanden sein können, ein Karpell und kein Perianth. Die Stamina (Fig. 441, 3) sind aber eigentümlich blattartig entwickelt, die Blütenstruktur ist also im Vergleich zu *Triglochin* stark reduziert, so auch der Blütenstand, dessen untere Blüten zwitterig, dessen obere meist männlich sind.

Bei *P. oceanica* ist die Infloreszenz eine bloß 3-blütige Aehre (2 Zwitterblüten, eine ♂), bei der andern hierher gehörigen Art, *P. australis*, sind die Aehren noch 6- bis 12-blütig. Die Aehren sind aber zu einer zusammengesetzten Aehre vereinigt (Fig. 441, 1), und jedes Aehrchen steht in der Achsel eines laubartigen, unten scheidigen Blattes.

P. oceanica kommt im Mittelmeer und an der atlantischen Küste von Spanien und Portugal vor, *P. australis* in Neuholland. Beide sind ganz untergetauchte Meerespflanzen.

Der aufrecht wachsende Stamm ist mit Blattbündeln dicht besetzt, die von der Zerstörung der alten Blätter zurückbleiben. Am Strande des Mittelmeeres, z. B. bei Montpellier, Cette, Antibes, Cannes, findet man öfters bis kindskopfgroße Ballen von hellbrauner Farbe, welche aus vom Wellenschlag zusammengerollten Gefäßbündeln der Blätter bestehen.



Fig. 441. Posidonia oceanica (L.) DEL. 1 Habitus eines blühenden Exemplars, nach CAROLINI. A Aehrchen. 2, 3 nach GÜRCKE in ASCHERSONs Bearbeitung der Potamogetonaceae in ENGLER und PRANTL. 2 Zwitterblüte. 3 Stamen.

Die

Aponogetonaceae,

schon von ENGLER als gesonderte Familie aufgestellt, werden wohl am besten von den *Alismataceen* hergeleitet, mit denen sie die Apokarpie, die bisweilen (*A. distachyus*) noch große Zahl von Karpellen und Staubblättern (bis 25) gemein haben. Im Vergleich zu diesen sind sie aber bestimmt reduziert, nicht nur, daß die Zahl der Stamina in den allermeisten Fällen nur 6, die der Karpelle nur 3 beträgt, sondern es sind auch fast immer die Perianthblätter auf 2, selten auf 3 reduziert, bisweilen sogar auf 1.

Der Stamm ist eine stärkereiche, fast kugelige oder längliche Knolle, die zu einem aus wenige Blätter tragenden Sprossen zusammengesetzten Sympodium auswächst.

Es sind alles untergetauchte Wassergewächse mit grundständigen, langgestielten, schwimmenden Blättern, nur der eigentümliche *Aponogeton (Ouvirandra) fenestralis* aus Madagaskar hat kürzer gestielte Blätter, lebt ganz untergetaucht und entbehrt des Blattparenchyms, so daß die Blätter sozusagen lebende, grüngefärbte Nervenskelette darstellen (Fig. 442, 2). Der Blütenstand ist eine kolbenartige Aehre, welche im Jugendzustand ganz von einer Spatha eingeschlossen ist (Fig. 442, 5),

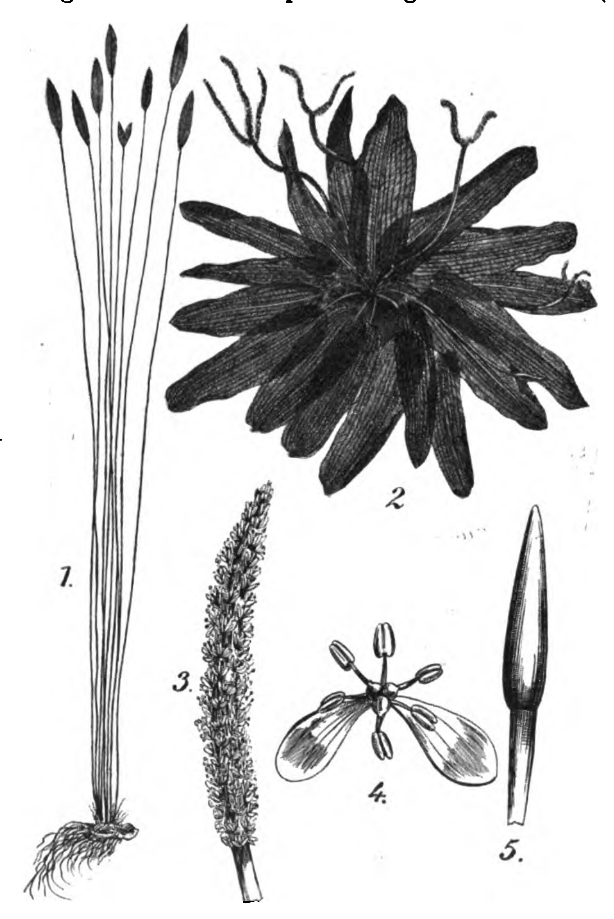


Fig. 442. 1 Aponogeton leptostachys var. abyssinicus, nach einem Exemplar des Reichsherbariums in Leiden. 2 A. fenestralis (POIR.) HOOK. fil., nach ENGLER. 3 A. monostachyus L. fil., Infloreszenz nach ENGLER. 4 A. undulatus ROXB., Blüte nach EDGEWORTH. 5 A. distachyus L. fil., Infloreszenz von dem Scheidenblatt umhüllt.

die jedoch sehr bald abfällt. Der Blütenstand kann einfach, allseitig mit Blüten bedeckt (Fig. 442, 3) oder von der Basis an einmal (Fig. 443, 2) gegabelt sein (auch 3- bis 5-schenkelig) und dann ebenfalls allseitig die Blüten tragen (*A. fenestralis*), oder aber es können die Blüten nur auf den einander zugekehrten Seiten der Schenkel stehen, entweder in großer Zahl (*A. spathaceus*) oder nur in 2 Reihen (z. B. *A. distachyus*). Die Blüten sind stets vorblattlos, bei *A. distachyus* z. B. aber ist das einzige vorhandene Perianthblatt so stark ausgewachsen, daß es scheint,

als stände stets je eine nackte Blüte in der Achsel eines großen, elfenbeinweißen Tragblattes (Fig. 443, 2). Bei den anderen Arten sind die Perianthblätter ebenfalls weiß, gelblich oder rosa gefärbt.

Aus Fig. 443, 1—9 der Keimpflanze von *A. distachyus* läßt sich ersehen, daß es ganz gut möglich ist, das sogenannte erste Blatt als Kotyledon aufzufassen. Die Anatomie des Stammes von *A. fenestralis*

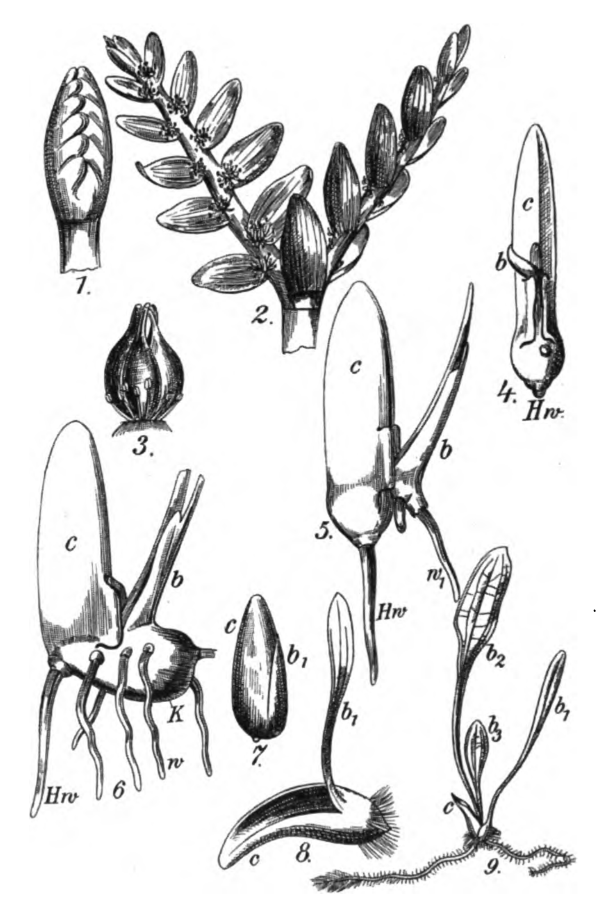


Fig. 443. Aponogeton. 1—6 A. distachyus L. fil. 1—3 nach Engler, 4—6 nach Dutailly. 7—9 A. Bernierianus, nach Wettstein. 1 Infloreszenz nach Entfernung der Scheide (vergl. Fig. 442, 5). 2 Die ganze erwachsene Infloreszenz mit den großen abstehenden Perianthblättern. 3 Blüte. 4—6 Keimung. c Kotyledon, b erstes Blatt, Hw Hauptwurzel, w Nebenwurzeln, dem Stamm entspringend, K der sich knollenförmig verdickende Stamm. 7 Embryo. 8, 9 Keimung. c Kotyledon, b_1, b_2, b_3 drei Laubblätter.

ähnelt nach Chrysler (Bot. Gaz., Vol. 44, p. 179) der der meisten Monokotylen mit kriechendem Stamme weit mehr als die von *Potamogeton*, zumal der der *Alismataceae*, was also für die von Engler unternommene Abtrennung spricht.

Zur Familie gehört nur eine Gattung mit 15 Arten aus Afrika, Madagaskar, dem tropischen Asien und Australien.

Von den *Aponogetonaceen* oder mit diesen gemeinsam von den *Alismataceen* lassen sich nun wohl am besten die

Potamogetonaceae

ableiten, über deren eigentümliche Blütenstruktur die Meinungen aber noch geteilt sind.

Es sind Pflanzen, welche im Süß- und Brackwasser leben, mit schwimmenden oder ganz untergetauchten Blättern, aber mit stets über die Wasserfläche sich erhebendem Blütenstand in der Gestalt einer einfachen Aehre. Sie werden vom Winde bestäubt. Die Blüten sind zwitterig und bestehen bei *Potamogeton* auf den ersten Blick aus 4 Perianthblättern, 4 Staubblättern und 4 Karpellen mit sitzenden Narben.

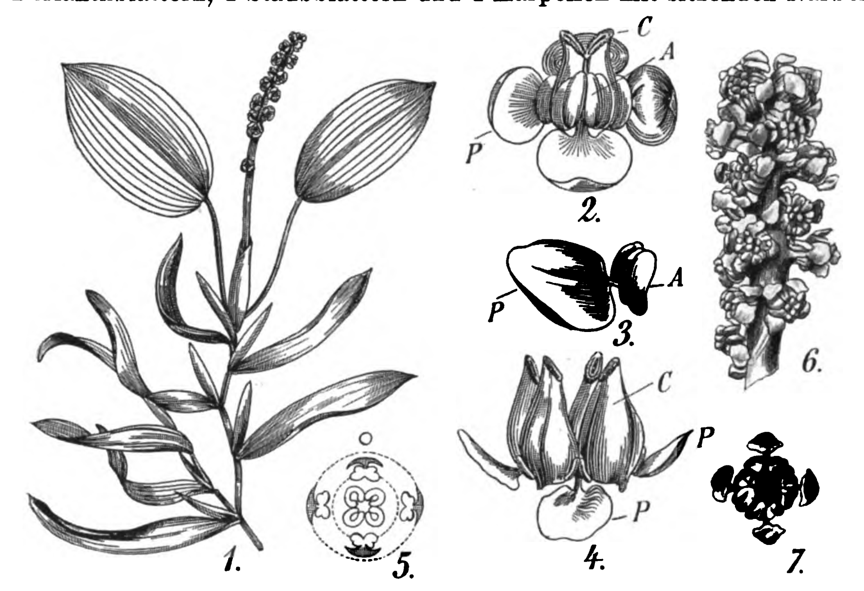


Fig. 444. Potamogeton. 1 Potamogeton gramineus L., nach REICHENBACH. 2—4 Potamogeton crispus L., nach LE MAOUT et DECAISNE. P Perianth, C Karpelle. A Antheren. 2 Blüte. 3 Perianthblatt und Anthere. 4 Blüte im Fruchtzustande. 5 Diagramm, nach EICHLER. 6, 7 Potamogeton perfoliatus, nach WETTSTEIN. 6 Infloreszenz. 7 Blüte von oben.

Die Perianthblätter sind aber mit den Staubfäden verwachsen und werden vielfach als Konnektivbildungen gedeutet; der Umstand aber, daß HEGELMAIER nachwies, daß zunächst die Perianthblätter, dann erst die Stamina angelegt werden und nachträglich mit den hier als Perianth gedeuteten blattartigen Organen verwachsen, scheint mir sehr für die hier gegebene Deutung zu sprechen. Die viel stärker reduzierte hierher gehörige Gattung *Ruppia* mit fadenförmigen Blättern hat ebenfalls 4, aber stark reduzierte Perianthblätter und 4 Karpelle, jedoch nur 2 Stamina; die Zahl der Karpelle kann aber bis auf 10 steigen.

Zur Gattung

Potamogeton

gehören etwa 50 Arten in Süß-, seltener in Brackwasser in allen Teilen der Erde.

Die allgemeine Anatomie von *Potamogeton* wurde von CHRYSLER in der Bot. Gaz., Vol. 44, p. 161 untersucht. Er resumiert seine Resultate wie folgt:

1) Der Verlauf der Blattbündel ist bei *Potamogeton* nicht typisch monokotyl, indem bei den kräftigeren Arten die 3 Bündel (zwar können im Blattstiel 7 oder mehr Bündel vorhanden sein, aber die lateralen fusionieren, bevor sie in die Stengelstiele eintreten) an der Peripherie der Stele durch ein Internodium verlaufen, bevor sie in das Mark eintreten, wo sie durch ein zweites Internodium hinunter verlaufen und erst dann mit den kaulinären Bündeln verschmelzen.

2) An den Verschmelzungspunkten sind die Bündel amphivasal, während sie in ihrem internodialen Verlaufe kollateral sind.

3) Das Phloem der Bündel schwillt an der Basis eines Zweiges bedeutend an.

4) Die kortikalen Bündel, welche sich bei gewissen *Potamogeton*-Arten finden, werden nicht als ein primitives Merkmal betrachtet, da sie nicht im fertilen Teile der Infloreszenzachse vorkommen und, wenn überhaupt, nur spärlich im Rhizom. Sie treten in den Stamm als kleine, von den Stipeln und Blattstielen herrührende Bündel ein und sind meistens nicht mit den Hauptblattbündeln verbunden. Hingegen besitzen *Zostera* und *Cymodocea* ein System von kortikalen Bündeln, welches mit allen Hauptblattbündeln, mit Ausnahme des medianen, verbunden ist.

5) Der Ring von kollateralen Bündeln in der Infloreszenzachse von *Potamogeton* (wie bei *Triglochin*) wird betrachtet als ein Rest des ancestralen Dikotylencharakters des Gefäßbündelsystems.

6) Gefäßbündelsystem und Blütenstruktur deuten an, daß *Potamogeton* die primitivste Gattung der *Potamogetonaceae* ist. Er hat, deutlicher als die anderen Gattungen, Merkmale einer früheren Lebensweise auf dem Lande behalten [1]), wenn auch einige seiner Arten offenbar reduzierte Formen sind.

7) Arten von *Potamogeton,* welche Schwimmblätter und untergetauchte Blätter und eine Stele mit getrennten Gefäßbündeln haben, werden als die primitivsten Mitglieder der Gattung betrachtet. *Potamogeton pulcher* erfüllt diese Bedingungen.

8) Die anderen Gattungen der *Potamogetonaceae* zeigen weitere Reduktionserscheinungen infolge ihrer ganz untergetauchten Lebensweise. Ihre Verwandtschaftsbeziehungen werden in gewissen Fällen durch das Gefäßbündelsystem angedeutet.

9) Bei den *Naiadaceae* ist die Reduktion so extrem einfach geworden, daß die Verwandtschaftsbeziehungen unklar sind.

10) *Aponogetonaceae* und *Juncaginaceae (Scheuchzeriaceae)* haben eine mehr typisch monokotyle Struktur und scheinen nicht direkt mit den *Potamogetonaceae* verwandt zu sein.

Das allgemeine Resultat ist demnach, daß die *Potamogeton*-Arten Wasserpflanzen sind, welche noch manche dikotyle Eigentümlichkeit zeigen und von ins Wasser geratenen Landpflanzen herstammen. Das glaube auch ich; daß man aber, wie CHRYSLER tut, *Zostera, Phyllospadix, Cymodocea, Halodule, Ruppia, Zanichellia* und *Najas* alle von *Potamogeton* herleiten soll, scheint mir keineswegs überzeugend, und ich möchte dem nur für *Ruppia* und *Zanichellia* zustimmen. Auch glaube

1) Dieser Satz in der Uebersetzung etwas modifiziert, im englischen Text steht: „It shows more clearly than the other genera features characteristic of terrestrial life."



ich nicht, daß man *Potamogetonaceae* nicht von *Aponogetonaceae* herleiten darf, weil erstere mehr dikotyle Merkmale als letztere aufweisen; wie oft kommt es nicht vor, daß eine Gruppe in gewissen Merkmalen weiter vorgeschritten resp. reduziert ist als in anderen.

Zugegeben, daß die *Potamogetonaceae* von Landpflanzen herrühren, kann man selbstverständlich noch verschiedener Meinung sein in der Frage, wie das geschah, und welche Species demnach die primitivste ist. RAUNKIAER, welcher eine genaue anatomische Untersuchung der verschiedenen *Potamogeton*-Arten vornahm (Anatomical Potamogetonstudies and Potamogeton fluitans, Bot. Tidskr., Vol. 25, 1903, p. 253—280) und auf die anatomische Struktur eine dichotomische Bestimmungstabelle der Arten basierte, ist der Meinung, daß die Arten mit großen untergetauchten Blättern die primitivsten sind. SCHENCK (vergl. Anatomie der submersen Gewächse, Bibliotheca botanica, Vol. I, 1886, p. 1—67, Taf. 1—10) geht von *P. perfoliatus* mit freien Bündeln in der Stele aus und zeigt, wie diese nach und nach zu einem axilären Bündel fusionieren und an Ausbildung abnehmen, bis schließlich bei *P. pectinatus* die Stele nur noch aus dünnwandigen, eine zentrale Höhlung umgebenden Zellen besteht. In seiner Biologie der Wassergewächse, Bonn 1886, kommt SCHENCK dann zu der Auffassung, daß die *Potamogeton*-Arten von Landpflanzen herrühren, welche durch die zunächst amphibische, dann schwimmende, zu der untergetauchten Lebensweise übergegangen sind, und er betrachtet demnach *P. natans* als die ursprüngliche Form unter den heutigen Arten. Wie gesagt, ist CHRYSLER mit dieser Auffassung im großen und ganzen einverstanden, meint aber, daß *P. pulcher* noch primitiver ist als *P. natans*, weil

1) *P. natans* gewisse ihrer untergetauchten Blätter zu Phyllodien spezialisiert hat, während bei *P. pulcher* die untergetauchten Blätter groß und von den schwimmenden hauptsächlich nur in ihrer geringeren Dicke verschieden sind;
2) weil wahrscheinlich die getrennten Bündel im Zentralzylinder von *P. pulcher* einen ursprünglicheren Zustand als das „Trio" der *P. natans* repräsentieren.

Von diesen Formen mit schwimmenden Blättern leitet denn auch CHRYSLER die untergetauchten kleinblätterigen mit konzentrischer Stengelstele durch Reduktion ab. Die Gruppe mit adnaten Stipulis, zu welcher *P. filiformis, P. pectinatus* und *P. Robbinsii* gehören, hält er aber für sehr spezialisierte Formen, die von *P. natans* (und nicht von *P. pulcher*) hergeleitet werden müssen und mit der sie verbunden sind durch die kleine Gruppe, welche *P. spirillus* und *P. hybridus* umfaßt, bei denen die Stipulae schwach adnat sind, und die zweierlei Blütenähren haben, nämlich zylindrische, über das Wasser hervorragende und köpfchenförmige, nur aus 4—6 Blüten bestehende, untergetauchte.

Der Embryosack von *P. natans*, der Meinung SCHENCKS und CHRYSLERS nach also von einer der primitivsten Arten, wurde von HOLFERTY (Ovula and Embryo of Potamogeton natans, Bot. Gaz., Vol. 31, 1901, p. 339 ff.) untersucht und zeigt eigentlich nichts Außergewöhnliches. Bemerkenswert ist, daß die Makrosporenmutterzelle durch reichliche Teilung der über ihr liegenden, aus der einzigen hypodermalen Archesporinitiale hervorgegangenen Tapetumzelle tief in das Nucellusgewebe vergraben wird, so daß oft 8 Zellschichten zwischen der Epidermis und der Makrosporenmutterzelle liegen. Die Makrosporenmutterzelle zeigt bald Synapsis ihres Kernes, und es fängt die Reduktions-

teilung an; eine vollständige Reihe von 4 Makrosporen wurde nicht beobachtet, wohl aber eine dreizeilige Reihe. Die weitere Entwickelung des Embryosackes, von Eiapparat, Antipoden etc., ist völlig normal. Bei der Embryobildung wird eine große Basilarzelle abgeschnitten; die ersten Stadien der Weiterentwickelung sind denen von *Zostera* recht ähnlich (vergl. Fig. 445, 12 mit Fig. 439, 10).

Auch bei *P. foliosus* RAF., dessen Embryologie von WIEGAND, Bot. Gaz., XXX, 1900 (Dev. of Embryosac in some monocot. Plants), p. 31, untersucht wurde, liegt die Makrosporenmutterzelle, aus denselben Gründen wie bei *P. natans*, tief in dem Nucellus. Die Makrosporenmutterzelle bildet aber eine viel unregelmäßigere Gruppe von potentiellen Makrosporen; sie teilt sich zunächst in zwei, dann teilt sich der Kern der oberen Zelle noch

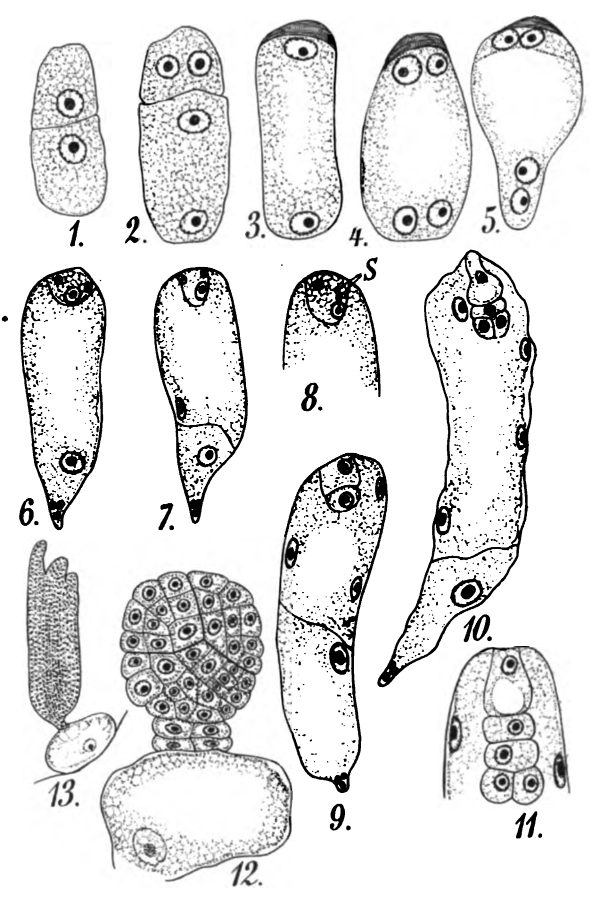


Fig. 445. Potamogeton foliosus, nach WIELAND. 1 Die Makrosporenmutterzelle nach der ersten Teilung. 2 Die zweite Teilung, bei welcher nach der Kernteilung keine Wände gebildet werden. 3 Die untere Zelle entwickelt sich zum Embryosack, die obere wird zusammengedrückt. 4 Weiteres Keimungsstadium. 5 Selbiges Stadium, aber es wird unter den beiden oberen Kernen eine Wand gebildet. 6 Aelteres Stadium: oben Ei und 2 kleine Synergiden von einer Zellwand eingeschlossen, unten 3 kleine Antipoden und ein sehr großer Kern. 7 Etwas älter: der große Kern hat sich in einen polaren Kern und einen großen, von einer Zellwand eingeschlossenen Antipodenkern geteilt. 8 Befruchtung. S die Spermakerne. 9—13 Entwickelung des Embryos.

einmal, nicht aber die Zelle selbst, und schließlich wird diese obere zweikernige Zelle zusammengedrückt, während die untere sich zum Embryosack entwickelt. In dieser bilden sich zunächst 4 Kerne, von denen die beiden oberen sofort durch eine Wand von dem Rest des Embryosackes abgetrennt werden (Fig. 445, 5). In dieser oberen Zelle bilden sich dann bald 2 kleine Kerne und ein großer (Fig. 445, 6), welcher letztere zum Eikern wird. WIEGAND hält es für wahrscheinlich, daß die beiden kleinen Kerne aus der Teilung des einen der beiden ursprünglichen Kerne hervorgegangen sind und als Synergiden aufgefaßt werden müssen, während der 3. Kern ohne Teilung aus dem 2. ursprünglichen Kern hervorgegangen ist. Im oberen Teile

des Embryosackes wird also dieser Auffassung nach kein Polarkern gebildet.

Von den beiden im unteren Teile des Embryosackes vorhandenen Kernen bildet wahrscheinlich einer 3 kleine Antipodenkerne, während aus der Teilung des zweiten die eine große Antipodenzelle (Fig. 445, 7, 9, 10) und der Polkern hervorgehen[1]. Letzterer wird ohne Fusion zum Endospermkern. Zur Zeit der Befruchtung liegen 2 Spermakerne in der Nähe des Eikernes (Fig. 445, 8), aber nur einer mit dem Eikern in Berührung. Die Zygote erfährt zunächst 3 Teilungen, woraus eine Reihe von 4 Zellen hervorgeht. Die terminale und die nächstfolgende Zelle bilden den größten Teil des Embryos. Die Basalzelle vergrößert sich stark und bildet mit der subbasalen, in welcher eine transversale und 2 vertikale Teilungen stattfinden, den Suspensor.

Falls die hier beschriebene Embryosackentwickelung für *P. foliosus* normal ist, geht daraus hervor, daß sich bei den *Potamogeton*-Arten ziemlich verschiedene Embryosackentwickelung findet. Sehr wahrscheinlich ist das nicht, wahrscheinlicher ist es, daß die *Potamogeton*-Arten sich so betragen, wie Holferty für *P. natans* beschrieb.

Die Samen von *Potamogeton* reifen unter Wasser, indem die Infloreszenzen, bald nach der Befruchtung, der Schwerkraft folgend, sich hinunterbiegen. Sammelt man Samen von *P. natans* oder *P. pectinatus*, wenn sie noch grün sind, die Samenschale also noch unentwickelt ist, und bringt man sie dann in destilliertes Wasser von 23° C, das man öfters wechselt, so keimt ein bedeutender Prozentsatz (Crocker, Germination of Water-Plant seeds, Bot. Gaz., Vol. 44, 1907, p. 377); läßt man sie aber heranreifen im kalten Wasser des Teiches und hält sie dann bei einer Temperatur von 23° C oder 29° C, so keimen sie nicht. Fischer hatte in seinem Aufsatz „Wasserstoff und Hydroxylionen als Keimungsreize", Ber. D. Bot. Gesellsch., Bd. 15, 1907, p. 108, 122, den Satz aufgestellt, daß Samen von *Alisma Plantago, Potamogeton lucens, P. pectinatus, Hippuris vulgaris, Polygonum amphibium, Scirpus lacustris, S. maritimus, Sagittaria platyphylla, S. sagittifolia* und *Sparganium ramosum* in reinem Wasser überhaupt nicht, sogar nicht nach Jahren, keimen, wohl aber, wenn Fäulnis im Wasser eintritt. Er schließt, daß das Plasma im Samen schläft und erst geweckt wird durch den Reiz vom H^+- oder OH^--Ionen. Aus obigem Versuche Crockers geht schon hervor, daß das Plasma im grünen Samen wenigstens nicht schläft, sondern sofort sich weiter entwickeln kann, und Crocker zeigte, daß nach Entfernung der Samenschale auch die reifen Samen in destilliertem reinem Wasser keimen, so daß die verspätete Keimung in den Versuchen Fischers der Impermeabilität der Samenschale zuzuschreiben ist, welche wahrscheinlich durch die Einwirkung der Fäulnis permeabel wurde. Auch der Umstand, daß gewisse Samen, wie die von *Eichhornia*, erst nach Austrocknen keimen, rührt daher, daß durch das Eintrocknen die Samenschale Risse bekommt und also permeabel wird. Auch die Tatsache, daß *Sagittaria*-Samen, wie Fischer zeigte, durch verdünnte Säuren zur Keimung gebracht werden können, beruht nach Crockers Meinung nicht auf einer Reizung des Plasmas, sondern auf einer Aende-

1) Die große Antipodenzelle ist wohl ein Irrtum und in der Tat eine Endospermzelle, wie eine solche nach den Untersuchungen Murbecks bei Ruppia gebildet wird. Murbeck vermutet, daß die ganze Darstellung Wiegands über die Entwickelung des Inhalts des Embryosackes bei P. foliosus auf einem Irrtum beruht und dieser sich ganz normal entwickelt.



rung der Struktur der Samenschale. Zwar verwirft FISCHER diese Erklärung, weil die Samenschalen nach der Säurebehandlung nicht sichtlich verändert waren, aber CROCKER konnte nachweisen, daß die Samenschalen vieler Leguminosen permeabel werden nach Einlegung in absoluten Alkohol, welcher gleichfalls, sogar mikroskopisch, keine sichtliche Aenderung der Struktur der Samenschale herbeiführt.

CROCKER meint denn auch sagen zu dürfen, daß verspätete Keimung oder ihr Ausbleiben im allgemeinen bei Samen häufiger durch Eigentümlichkeiten der Samenschale (Wasser oder O-Zutritt erschwerend oder verhindernd) verursacht wird als durch Embryoeigentümlichkeiten, wie man allgemein bisher annahm. Zu dem Schlusse war er schon früher in seinem Aufsatze: Rôle of seeds coats in delayed Germination, Bot. Gaz., Vol. 42, 1906, p. 265—290, gekommen, wo er eine große Reihe verschiedener Samen untersuchte, nur bei *Crataegus* scheinen Eigentümlichkeiten des Embryos die Ursache der verspäteten Keimung zu sein.

Die Gattung

Ruppia

ist bedeutend weiter als *Potamogeton* reduziert; die Pflanze hat fadenförmige Blätter, und die Aehre ist bis auf 2 Blüten reduziert, von denen jede 2 median gestellte Staubblätter und 4 Karpelle hat. Wie bei *Potamogeton*, sind 4 aber stark reduzierte Perianthblätter und 4 Karpelle (welche jedoch bis auf 10 steigen können) vorhanden, die Zahl der Stamina beträgt aber nur 2. Nach der Befruchtung erscheinen die Früchtchen langgestielt.

Zur Gattung gehört nur eine Art: *Ruppia maritima*, welche ziemlich polymorph ist und in Salz- und Brackwasser, sowohl an den Küsten wie im Inneren (in Salzseen) über die gemäßigte und Tropenzone verbreitet ist.

Die Anatomie wurde von CHRYSLER, Bot. Gaz., Vol. 44, 1907 untersucht. Der Zentralzylinder, welcher sich in der Mitte der lakunären Rinde befindet, steht auf der Reduktionsstufe des *Potamogeton pectinatus*, d. h. er besteht aus einer zentralen Höhlung, die von kleinen dünnwandigen Zellen umgeben ist. An den Knoten sind Tracheiden vorhanden. Jedes Blatt hat ein zentrales und zwei laterale Bündel. Das zentrale Bündel tritt, wie bei *Potamogeton*, direkt in die Stammstele ein, während die lateralen Bündel eine größere oder kleinere Strecke in die Rinde hinabsteigen, nie aber den nächstunteren Knoten erreichen, sondern schon vorher nach und nach verschwinden. Vermutlich ist dies eine Reduktion von einem früheren Zustande, in welchem die kortikalen Bündel in die Stele des nächst unteren Knotens eintraten, denn es läßt sich kaum denken, daß die Blattbündel vom Anfang an nicht in Verbindung mit den Hauptleitwegen des Stengels gestanden haben sollten. Die Einfachheit von *Ruppia* überhaupt ist denn auch wohl auf Reduktion zurückzuführen.

Man findet in der Literatur allgemein angegeben, daß *Ruppia* ganz untergetaucht lebt, die Blüten aber über das Wasser hervorragen und also in der Luft bestäubt werden. MURBECK aber, der das Material zu seinem Aufsatze: „Ueber die Embryologie von Ruppia rostellata KOCH“, Kgl. Svenska Vetensk. Akad. Handl., Bd. 36, 1902, No. 5, in einer schmalen Bucht des Christianiafjordes, welche Hallangspollen heißt, sammelte, zweifelt daran. Die Pflanze, welche dort in jedem Karpell

einen Embryo ausbildet, war nämlich bei seinen Besuchen an dem Fundorte so tief untergetaucht, daß er schwerlich annehmen konnte, die Pistille jeder Blüte wären durch die Schwankungen des Wasserstandes an die Oberfläche geführt worden, und er hält es also gar nicht für unwahrscheinlich, daß die Pollination ebensogut unter Wasser wie an der Oberfläche stattfinden kann. Leider fehlte es ihm an Zeit, diesen Punkt aufzuklären.

Bei der Entwickelung des Pollens stellte sich heraus, daß, wie im allgemeinen bei den *Angiospermen,* auch hier das Archespor ursprünglich

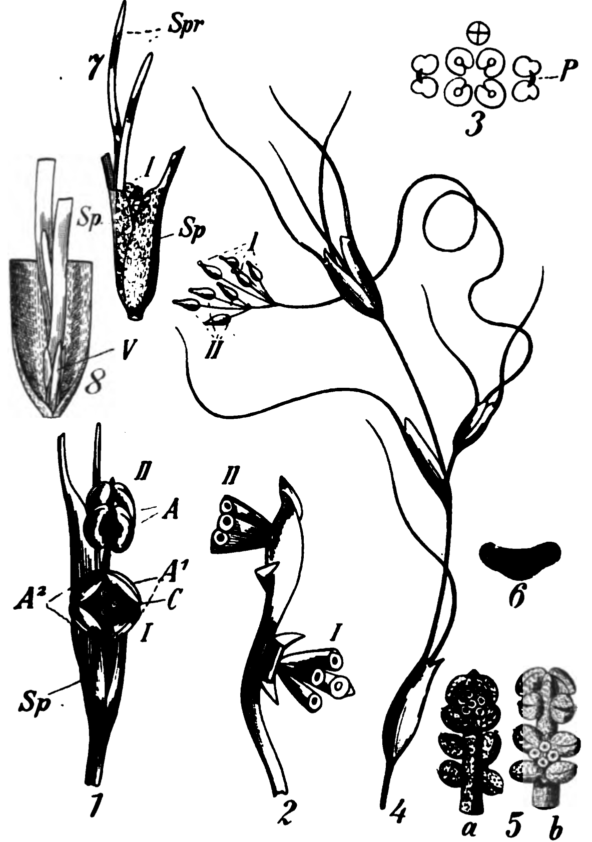


Fig. 446. **Ruppia maritima**, nach LE MAOUT et DECAISNE. 1 Infloreszenz mit 2 Blüten, aus der Spatha (Sp) hervorragend. Die an der Vorderseite der Aehrenachse stehende Blüte I sieht man von vorne, sie ist noch frisch, die an der Hinterseite stehende Blüte sieht man von hinten, so daß die Karpelle nicht sichtbar sind, sie ist etwas gewelkt. Man sieht die Aehre hier also wie in der Fig. 5b, welche eine frische Aehre (nach Flora brasiliensis) darstellt. Fig. 5a ist dieselbe Aehre, von der anderen Seite gesehen, und zeigt also nur in der oberen Blüte die Karpelle. A, A¹, A² Antheren, C Karpelle. 2 Die Aehrenachse nach Entfernung der Spatha und Abfallen der Antheren, von der Seite gesehen. I, II die Blüten der Fig. 1. 3 Diagramm der Blüte, nach EICHLER. P reduziertes Perianth. 4 Fruchtendes Exemplar der var. **spiralis**. I die Früchte der Blüte I, II die Früchte der Blüte II, die Karpellstiele, sowie die Blütenstiele gestreckt. 5—8 nach Flora brasiliensis. 5a, 5b Aehre, aus der Spatha herauspräpariert, von entgegengesetzten Seiten gesehen. 6 Pollenkorn. 7 Spitze eines Zweiges, die die Infloreszenz (I) einschließenden Blätter mit ihren Spatha-ähnlichen Scheiden (Sp) zeigend, sowie ein Innovationssproß (Spr). 8 Ein Seitensproß in der Achsel der Scheide eines Stengelblattes. V Intravaginalschuppen.

aus einer einfachen Zellschicht besteht, die durch die ersten tangentialen Teilungen in einige subepidermale Zellen zertrennt wird, was deswegen von Wichtigkeit ist, weil WARMING und CAMPBELL bezüglich der Gattung *Zannichellia* in Zweifel geblieben sind, ob nicht auch tiefer nach innen gelegene Zellschichten sich daran beteiligen. Die Makrosporenmutterzellen treten bald in das Synapsisstadium des Kernes ein, die erste Teilung ist die Reduktionsteilung, die zweite eine Aequationsteilung. Die Zahl der Chromosomen der 2x-Generation beträgt 16, die der x-Generation 8. Die bei der Tetradenteilung entstandenen Pollenzellen bleiben kurze Zeit miteinander verbunden. Sie füllen lange nicht

den Antherenraum aus, sondern ein erheblicher Teil wird von einer anscheinend einheitlichen Plasmamasse mit zahlreichen freien Kernen, die von der Desorganisation der Tapetenzellen herrühren, eingenommen. Das ist zweifellos auch der Fall bei *Zannichellia,* wo CAMPBELL meinte, daß das Plasma mit den freien Kernen von sich auflösenden Sporenmutterzellen herrührte. Wenn die Zellen der Tetraden sich losgelöst haben, dringt das Plasma mit den freien Kernen zwischen diese ein, und dann sieht der Querschnitt durch ein Pollenfach sehr mosaikartig aus (Fig. 447, 8). Bei *Ruppia,* gleichwie bei *Potamogeton* und anderen untersuchten Gattungen der Gruppen *Helobiae* und *Spadiciflorae,* teilt sich die generative Zelle, während die Pollenkörner sich noch in der Anthere befinden.

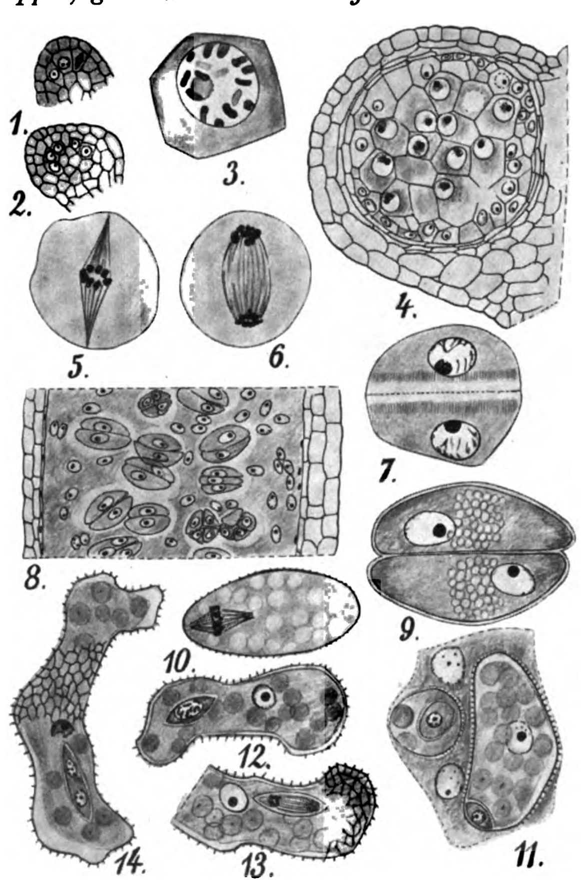


Fig. 447. Ruppia maritima, nach MURBECK. 1 Das Viertel eines Querschnittes durch eine junge Anthere, im Archespor der Inhalt gezeichnet. 2 Aelteres Stadium. 3 Archesporzelle im Begriff sich zu teilen. 4 Pollenmutterzellen in Synapsis. 5—7 Erste Teilung (Reduktionsteilung) der Mikrospore. 8 Querschnitt einer Anthere mit fertigen Pollentetraden, zwischen diesen das Plasma mit freien Kernen, durch Degeneration der Tapetenzellen entstanden. 9 Zwei Zellen einer Pollentetrade unmittelbar bevor sie sich voneinander losmachen. 10 Junge Pollenzelle, deren Kern sich teilt. 11 Pollenkorn aus einer großen vegetativen und einer kleinen generativen Zelle bestehend. Neben demselben 2 Tapetenzellkerne und das Ende eines anderen Pollenkorns mit der generativen Zelle. 12—14 Teilung der generativen Zelle.

Zwischen den Tochterkernen der generativen Zelle entsteht eine außerordentlich feine, oft kaum sichtbare und wahrscheinlich nicht aus Zellulose bestehende Haut, durch welche also die generative Zelle in zwei Spermazellen zerlegt wird. Diese zwei Spermazellen bleiben zunächst verbunden und bilden zusammen einen schmal-spindelförmigen Körper. Bevor das Pollenkorn völlig ausgebildet ist, hat der Kern der vegetativen Zelle meistens schon angefangen sich zu desorganisieren. Auch bei den reifen Pollenkörnern ist die Wand überaus dünn, und es ist, wie bei *Zannichellia, Najas* und *Ceratophyllum,* nur eine Exine vorhanden.

Der Embryosack entwickelt sich normal aus der Archesporzelle. Das Ovulum ist zunächst halbkugelig und horizontal, eine Fruchtknotenhöhlung

nicht vorhanden. Interessant ist bei der Ausbildung, daß die primäre Tapetenzelle in 4—6 Zellen zerlegt wird, die aber, weil die Scheidewände alle antiklin sind, alle in einer einzigen Schicht liegen. Auch ist bemerkenswert, daß die 4 Makrosporen, die aus der Makrosporenmutterzelle hervorgingen, nicht in einer Reihe liegen, sondern die zwei oberen nebeneinander, die beiden unteren übereinander. Von diesen letzteren wird die ganz untere allein zum Embryosack. Die Keimung des Embryosackes verläuft völlig normal. Bei der Bildung des Endosperms verdient der Umstand Beachtung, daß der Endospermkern vor der 1. Teilung sich in die Nähe der 3 ganz unansehnlichen Antipoden begibt, und daß bei seiner Teilung eine Zellplatte entsteht, wodurch der Embryosack in eine obere und eine untere Zelle zerlegt wird. Bloß in der oberen bildet sich durch freie Kernteilung Endosperm, die untere teilt sich nicht, bleibt lange bestehen und ist zweifellos irrtümlich von WIEGAND bei *Potamogeton foliosus* als 4. Antipodenzelle gedeutet worden.

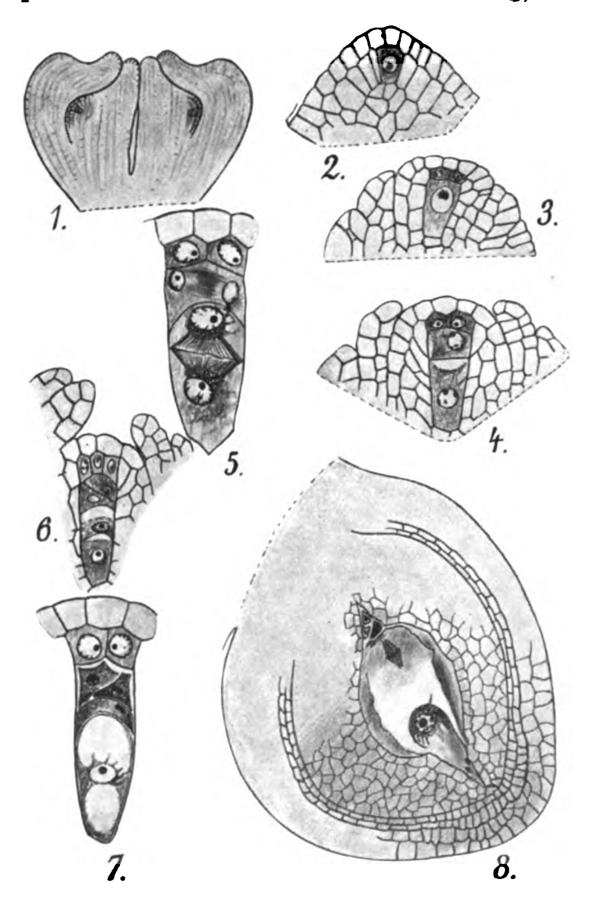


Fig. 448. Ruppia maritima, nach MURBECK. 1 Medianer Längsschnitt durch die zwei inneren Karpellblätter einer Blüte, kurz nach dem ersten Hervortreten der Samenanlagen. 2 Die links in der Fig. 1 sichtbare Samenanlage mit dem subepidermalen Archespor. 3 Makrosporenmutterzelle und Tapetum. 4 Teilung der Makrosporenmutterzelle. 5 Bildung der 4 Makrosporen aus der Makrosporenmutterzelle, die oberen liegen neben, die unteren übereinander. 6 Aelteres Stadium. 7 Die untere Makrospore verdrängt die 3 oberen. 8 Längsschnitt durch ein Ovulum kurz nach der Befruchtung; unten (im Ovulum) die 3 unansehnlichen Antipoden und der in Teilung begriffene Endospermkern, oben die stark verlängerte Eizelle, deren Kern sich zur Teilung anschickt.

Ueber die Deutung des *Ruppia*-Embryos gibt es zwei Ansichten. WILLE (1882, Om Kimens Udviklingshistorie hos Ruppia rostellata og Zannichellia palustris, Vidensk. Meddel. fra den naturh. Foren. Kjøbenhavn) meint, daß die stark angeschwollene untere Partie (hyp in Fig. 449, 10) des Keimes das als Speicherorgan dienende Hypokotyl darstellt, daß ferner die Hauptwurzel fehlgeschlagen ist, ihren Platz aber unten am Hypokotyl bei hw hatte, wo sie noch durch einige „extraordinäre“ Teilungen in der Epidermis angedeutet ist, und daß diese nicht ent-

wickelte Hauptwurzel schon sehr früh von einer Nebenwurzel (nw) ersetzt wird, die exogen unmittelbar an der Basis des Kotyledons und an ihrer ventralen Seite entsteht.

Ascherson hingegen (E. u. P., Natürl. Pflzf., II, 1. Abt., p. 199—200) glaubt nicht an das Vorhandensein einer rudimentären Hauptwurzel im unteren Teile des Embryos und hält die Willesche Nebenwurzel für die Radicula des Embryos; der Punkt, wo diese hervortritt, ist also die Basis des Embryos, und der größte Teil des angeschwollenen Organes ist „eine seitliche Auftreibung" des Hypokotyls.

Aschersons Auffassung wird von Raunkiær (De danske Blomster-planters Naturhistorie, I, p. 115) angenommen und auch von Goebel, Org., p. 464—465 für die wahrscheinlichste gehalten.

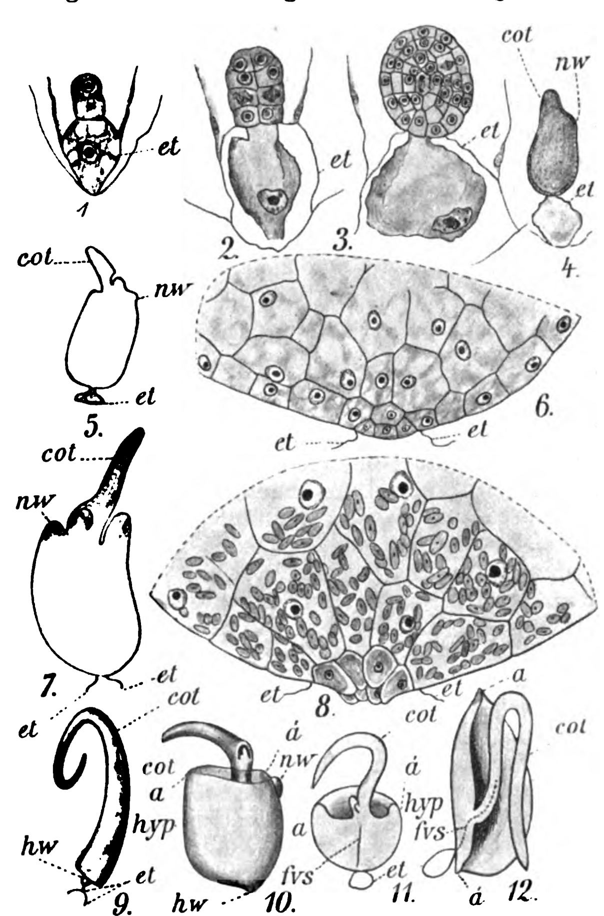


Fig. 449. Ruppia maritima, nach Murbeck. cot Kotyledon, nw Nebenwurzel, h Hauptwurzel, et Basalzelle oder deren Membran, hyp Hypokotyl, fvs Gefäßbündelstrang. 1—4 Verschiedene Entwickelungsstadien von Embryo und Basalzelle. 5 Medianer Längsschnitt eines Embryos. 6 Basalteil desselben Embryos der Fig. 5. 7 Medianer Längsschnitt eines älteren Embryos. 8 Basalteil des Embryos der Fig. 7, die vielen Stärkekörner zeigend. 9 Embryo von Zannichellia palustris, nach Wille. 10 Embryo von Ruppia rostellata, nach Wille. 11 Embryo von Halophila, nach Balfour. 12 Embryo von Zostera marina, nach Rosenberg. Die Punkte a und a' entsprechen einander in den Figg. 10—12.

Nach Murbeck muß man in dieser, wie mir scheint, wenig wichtigen Frage (sind doch alle darüber einig, daß das angeschwollene Organ zum Hypokotyl gehört) zunächst entscheiden, ob denn der Embryo der Fig. 449, 10 bei hw oder bei nw am Suspensor befestigt war. Nun geht aus Fig. 449, 1—4 deutlich hervor, daß hw der Anheftungspunkt des Embryos war und nw eine seitliche Anlage an der Basis des Kotyledons ist, mit anderen Worten sagt Murbeck: „eine Verschiebung des Anheftungspunktes[1]) des Embryos kommt gar nicht vor, und demgemäß auch keine seitliche Anschwellung des Embryos".

1) Im Original steht „Festpunktes".

Da nun weiter bei einer angiospermen Pflanze die Radicula gerade gegenüber dem Befestigungspunkte des Embryos entsteht, so gibt er Wille recht in seiner Deutung des *Ruppia*-Embryos und stimmt ihm auch bei, wo Wille aus gewissen Teilungen der Epidermis am Punkte hw, welche zur Bildung eines Kranzes warzenförmiger Zellen führen, auf das rudimentäre Vorhandensein einer Hauptwurzel schließt. Er schließt denn: „Unter solchen Umständen bietet aber der Embryo von *Ruppia* kaum etwas Besonderes; im Gegenteil wird die Aehnlichkeit zwischen dem Embryo bei dieser und verschiedenen mehr weniger nahestehenden Gattungen erheblich, wie es ohne weitere Erklärung aus Fig. 449, 9—12 hervorgeht. Daß bei *Ruppia* kein Fibrovasalstrang zwischen der Basis des Keimblattes und dem Befestigungspunkte des Embryos vorhanden ist — dies ist dagegen bei *Zannichellia, Halophila* und *Zostera* der Fall —, daß statt dessen ein solcher in der Nebenwurzel verläuft, erklärt sich ganz naturgemäß daraus, daß diese so frühzeitig angelegt wird, und der von Ascherson als schwer erklärlich angesehene Umstand, daß diese Nebenwurzel exogen ist, beruht zweifelsohne, wie schon Wille hervorgehoben, darauf, daß dieselbe in einer meristematischen homogenen Gewebemasse angelegt wird.

An *Ruppia* läßt sich wohl noch

Zannichellia

anschließen, aber unter der Annahme, daß sehr starke Reduktionen in den Blüten stattgefunden haben, indem die bei *Ruppia* noch hermaphroditen Blüten in ♂ und ♀, welche aber noch einhäusig sind, differenziert wurden. Die ♀ Blüten haben wie bei *Ruppia* meistens 4 Karpelle; so wie dort kann aber die Zahl unter Umständen viel bedeutender werden und bis 9 steigen. Die ♂ Blüte ist nackt[1]), die weibliche hat ein deutliches verwachsenblätteriges Perianth. Dies ist wenigstens die häufigste Auffassung der hier besprochenen Organe, nach Campbell sind auch die ♀ Blüten nackt, indem er jedes Karpell als eine eigene Blüte, den Komplex von 4 Karpellen, welche wir als Blüte auffassen, demnach als Infloreszenz betrachtet. Falls die Campbellsche Auffassung richtig ist, muß der Anschluß natürlich irgendwo sonst gesucht werden. Die Schwierigkeit ist wieder, daß ein stark reduziertes Gewächs vorliegt, das in mancherlei Weise entstanden sein kann, so daß die Stellung sehr unsicher ist. *Zannichellia palustris,* die einzige Art dieser fast über die ganze Erde, mit Ausnahme Neuhollands, verbreiteten Gattung, kommt im Süß- und Brackwasser ganz untergetaucht vor und füllt bisweilen in Holland, wie z. B. vergangenes Jahr bei Diemerbrug, ganze Gräben aus. Ueber die anatomische Struktur der kriechenden und aufsteigenden Achsen, welche bei beiden ungefähr dieselbe ist, sagt Chrysler, daß sie die bei *Ruppia* angefangene Reduktion fortsetzt. Die Stengelstele besteht aus dünnwandigem Parenchym, das eine zentrale Höhlung umgibt und von einer deutlichen Endodermis umgeben ist. Um die Stele herum liegt die lakunäre Rinde, in welcher die zwei Stränge, welche bei *Ruppia* noch vorhanden sind, fehlen, denn bei *Zannichellia* ist nur ein Bündel im Blatte vorhanden, und dieses tritt direkt in die Stammstele ein. Bei *Ruppia* aber entsendet jedes Blatt 3 Bündel in den Stengel hinein, von welchen nur das zentrale direkt in die Stammstele eintritt, während

1) Man könnte auch die sogenannte Spatha der ♂ Blüte als Perianth auffassen.



die beiden lateralen noch eine gewisse Strecke in die Rinde verlaufen, bevor sie aussterben. Spiraltracheiden sind etwa ebenso reichlich in den Knoten vorhanden wie bei *Ruppia*. Ueber *Zannichellia* besteht eine eingehende Studie von SCHUMANN in seinen Morphologischen Beiträgen, I, Leipzig 1892, welche mir leider nicht zugänglich sind, so daß ich mich auf SCHUMANNS Darstellung in der Flora brasiliensis verlassen muß, welche er glücklicherweise später geschrieben hat.

Daraus geht hervor, daß, wenn das Nüßchen von *Zannichellia* keimt, sich das Perikarp der Rücken- und Bauchnaht entlang in zwei Klappen

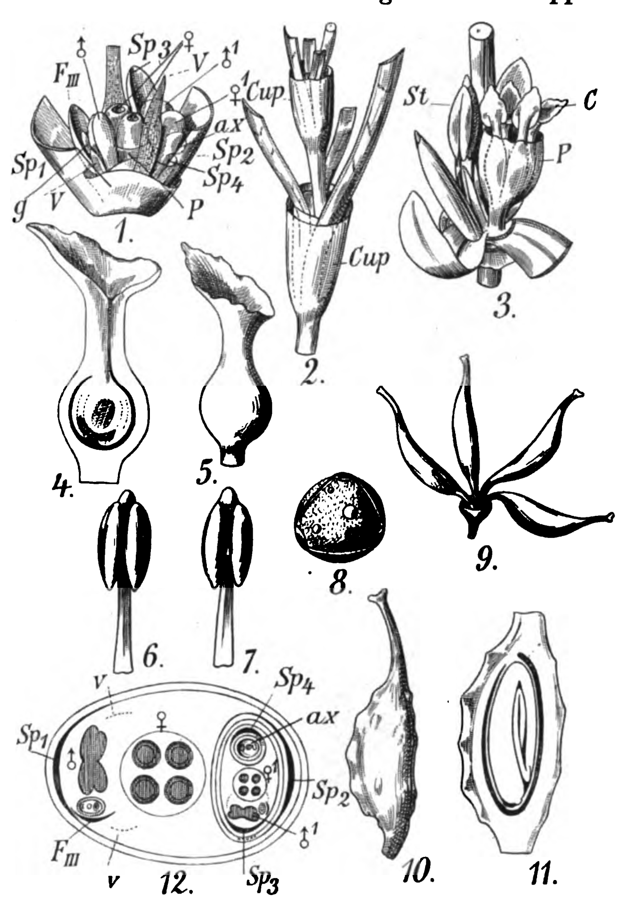


Fig. 450. **Zannichellia palustris**, nach SCHUMANN. 1 Infloreszenz. Sp_1, Sp_2 Spathablätter der Hauptachse; ♀ weibliche Blüte, aus der Spitze der Hauptachse entstanden; ♂ männliche Blüte, aus der Spitze der Achselknospe von Sp_1 entstanden, F_{III} von dieser Knospe gebildetes Blatt; Sp_3, Sp_4 Blätter von der Achselknospe des Blattes Sp_2 gebildet; ♀[1] weibliche Blüte, aus der Spitze dieser Achselknospe entstanden; ♂[1] männliche Blüte, aus der Spitze der Achselknospe des Blattes Sp_3 hervorgegangen; ax Innovationssproß, aus dem Achselsproß des Blattes Sp_4 hervorgegangen; P Perianth der weiblichen Blüte. 2 Zweigliedriges Sympodium. Cup Vaginalscheiden. 3 Infloreszenz, welche eine weibliche Blüte mit dem Perianth (P) und 4 Karpellen (C) und eine männliche Blüte (St) entfaltet hat. 4 Karpell längsdurchschnitten. 5 Karpell von außen betrachtet. 6, 7 Anthere, von zwei Seiten betrachtet. 8 Pollenkorn. 9 Fruchtstand. 10 Frucht. 11 Selbige halbiert, den Embryo zeigend. 12 Diagramm, Bezeichnungen wie in Fig. 1.

teilt, und zwischen diesen zunächst die Radicula, bald von Nebenwurzeln gefolgt, heraustritt. Das junge Pflänzchen entfaltet nun bald mehrere Blätter, von denen einige bereits am Embryo vorhanden waren, und in deren Achseln entstehen Zweige, welche sich zu kriechenden Rhizomen umbilden.

Wie bei den *Potamogetonaceae* üblich, bilden die Seitenzweige zunächst zwei distiche Blätter, von denen, falls der Zweig sich horizontal ausbreitet, das eine horizontal, das andere aufrecht steht; der axilläre Sproß des zweiten Blattes wird nun abgeflacht und endet in dem blühenden Stengel. Der Axillarsproß des anderen Blattes setzt das Rhizom fort, bildet wieder zwei Blätter, gibt einen aufrechten Stengel ab etc.

Die Spitze eines aufrechten Stengels bildet sich, nach SCHUMANNS Auffassung, direkt in eine ♀ Blüte um (♀ Fig. 450, 1). In dem abgebildeten Falle enthielt diese Blüte nur zwei Karpelle. Unterhalb dieser Blüte finden sich, wie unterhalb der Aehre von *Ruppia*, zwei Blätter mit breiten Scheiden und mehrere Squamulae intravaginales (V). In der Achsel eines jeden dieser Spathablätter bildet sich eine Knospe; diejenige, welche in der Achsel von Sp_1 entstand, ist mit den Zeichen ♂ und FIII angedeutet, die, welche in der Achsel von Sp_2 entstand, befindet sich zwischen den mit Sp_4 und Sp_3 angedeuteten Blättern. Die linke Knospe bildet nun, nach der Auffassung SCHUMANNS, zunächst ein Blatt FIII, das mit den beiden Spathablättern Sp_1 und Sp_2 einen dreizähligen Scheinwirtel zusammensetzt, und bildet dann seine Spitze zu der nackten männlichen Blüte ♂ um. Der Vegetationspunkt der rechten Knospe bildet zunächst eine Scheide, welche in unserer Fig. 450, 1 nicht sichtbar ist, sondern in Fig. 450, 2 mit der Andeutung Cup sich zeigt und aus der Verwachsung zweier Stipulae besteht, während die Blattlaminae sich nicht

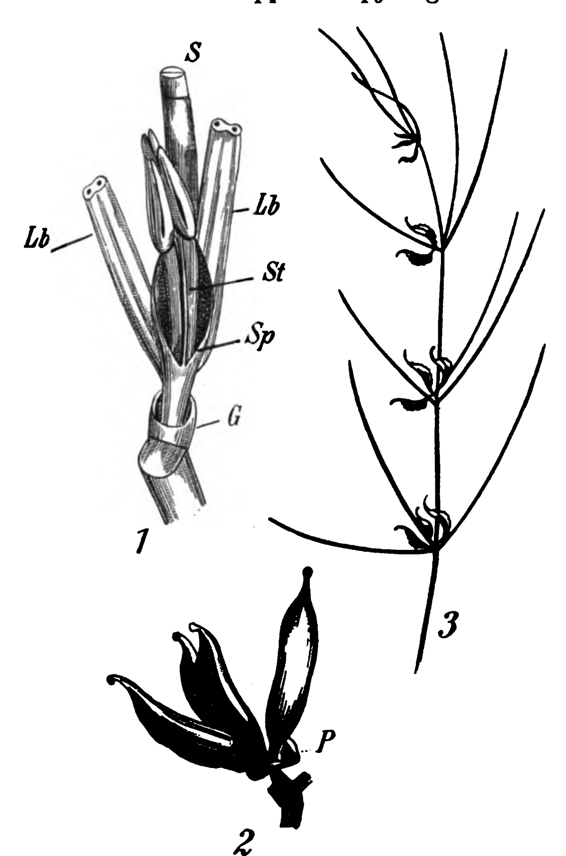


Fig. 451. **Zannichellia palustris**, nach LE MAOUT et DECAISSE. 1 Infloreszenz nach Wegschneiden eines bedeutenden Teiles, um eine ♂ Blüte zu zeigen. G Vaginalscheide (Cu in den Figuren SCHUMANNS); St ♂ Blüte; Sp das Blatt FIII der Fig. 450, 1 nach der Auffassung SCHUMANNS; Lb Laubblätter, welche mit Sp einen dreizähligen Scheinwirtel bilden; S Innovationssproß. 2 Frucht. P Perianth. 3 Fruchtexemplar, die dreiblätterigen Scheinwirtel zeigend.

entwickeln. Dann folgen die Blätter Sp_3, Sp_4, in der Achsel des Blattes Sp_2 entsteht nun wieder eine männliche Blüte $♂^1$, die Spitze der Knospenachse bildet sich wieder in eine weibliche Blüte $♀^1$ um, und in der Achsel des Blattes Sp_2 entsteht ein Innovationssproß (ax). Die weibliche Blüte bildet ein Perianth (P, Fig. 450, 1 und 3) und meistens 4 Karpelle.

Mit den Auffassungen SCHUMANNS kann sich nun CAMPBELL in mancher Hinsicht nicht befreunden, zum Teil beruht dies auf anderen Befunden, zum Teil auf anderen Deutungen. Sehen wir also, was CAMPBELL darüber in den Proc. of the Californ. Acad. of Sc., Ser. III, Botany, Vol. 1, 1897—1900, p. 35 ff. sagt:

Die von CAMPBELL untersuchten Pflanzen wuchsen in einem schnellfließenden Graben in der Nähe der Leland Stanford University. Am

Rhizom finden sich an jedem Knoten zwei unverzweigte Wurzeln, welche schließlich in den Boden eindringen. Die dünnen, aufrechten, blühenden Stengel, welche dem Rhizom entspringen, waren stark verzweigt. An jedem Knoten ist ein dreigliedriger Blattscheinwirtel und unter diesem die von SCHUMANN beschriebene, dünne, membranartige Scheide, und eine ganz ähnliche Scheide findet sich unterhalb der ♀ Blüte oder besser Infloreszenz. Das ist also, was SCHUMANN das Perianth der ♀ Blüte nennt. Im Einklang mit SCHUMANN ist CAMPBELL, wenn er feststellt, daß im Blattscheinwirtel 2 Blätter gegenständig sind und eine geschlossene häutige Stipularscheide haben, und daß das dritte Blatt höher inseriert ist und keine oder unvollständige Scheide hat. Auch ist er mit SCHUMANN der Meinung, daß das Staubblatt eine terminale axilläre Bildung ist.

Hingegen ist er anderer Meinung in bezug auf die ♀ Blüte; nach SCHUMANN ist diese die Spitze der Hauptachse, und die Fortsetzung der Achse, welche ein Sympodium ist, wird von einem lateralen Sproß in der Achsel des zweiten Blattes gebildet. Nach CAMPBELL bildet das zweite Blatt gar keinen Axillarsproß, sondern die Spitze der Hauptachse spaltet sich in zwei gleiche Teile, von welcher der eine zur ♀ Blüte (nach CAMPBELL ♀ Infloreszenz) wird, während der andere die Hauptachse fortsetzt, welche also kein Sympodium ist. Das Staubblatt steht in genau derselben Beziehung zu den lateralen Zweigen, wie die ♀ Blüte (resp. Infloreszenz) zu der Hauptachse, d. h. es gibt eine Spaltung des axillären Primordiums in gleiche Teile, von denen der eine zum Staubblatt, der andere zu einem lateralen Zweig wird (g der Fig. 450, 1, von SCHUMANN). Dieser letztere ist also nicht als ein Axillarsproß zu betrachten, der aus dem basalen Blatte (FIII) des Staminalsprosses entstanden ist. Auch in seiner Auffassung der ♀ „Blüte“ ist CAMPBELL anderer Meinung als SCHUMANN und die meisten anderen Autoren. So vergleicht z. B. MAGNUS die ♀ Blüte von *Zannichellia* mit der ♀ Blüte von *Najas* und hält das Perianth von *Zannichellia* für das Homologon der Karpellhülle der letzteren. Da aber die Entwickelungsgeschichte zeigt, daß bei *Zannichellia* die Karpelle durch (meistens zweimal) wiederholte Gabelung des „Blüten“-Primordiums entstehen, hält CAMPBELL die Blüte für eine Infloreszenz, deren Einzelblüten bis jetzt für Karpelle gehalten wurden; das bisher für Perianth gehaltene Gebilde hält er für eine Scheide, wie sie sich auch an den vegetativen Zweigen (Cup, Fig. 450, 2) findet.

CAMPBELL kommt also zu folgenden Resultaten:

1) Die Antheren und Ovula von *Zannichellia* sind deutlich axillärer Natur.

2) Die weibliche „Infloreszenz“ wird durch Dichotomie der Hauptachse gebildet, ist aber nicht, wie SCHUMANN meint, der sie als Blüte betrachtet, die umgebildete Hauptachse selbst; die individuellen Blüten (Karpelle) werden gebildet durch wiederholte Dichotomie der primären Blütenachse.

3) Die Hülle der Infloreszenz (das Perianth SCHUMANNS) ist das Homologon der Scheide unter einem jeden Knoten des Stengels.

4) Die ♂ Blüte ist genau terminal und entsteht durch die Dichotomie eines Primordiums in der Achsel des unteren der beiden Laubblätter an jedem Stengelknoten. Der Schwestersproß von diesem Primordium wird ein Seitenzweig.

Der erste Punkt, in welchem CAMPBELL von SCHUMANN abweicht, ist der, daß er die Blüte als eine Infloreszenz auffaßt, darüber später.

Der zweite ist der, daß das Sproßsystem von *Zannichellia* nicht ein Sympodium ist, sondern eine Hauptachse mit Seitenzweigen. Der dritte, daß zwar die ♂ Blüte sowie die ♀ terminal stehen, aber nicht am Ende eines Seitensprosses erster Ordnung resp. am Ende des Hauptsprosses selber, sondern terminal an einem der beiden Gabelzweige, die aus der Dichotomie eines Seitensprosses erster Ordnung resp. aus der Hauptachse selber hervorgegangen sind. In dieser Auffassung muß man, wie mir aus Fig. 452, 1 deutlich hervorzugehen scheint, CAMPBELL recht geben. Daß SCHUMANN sich irrte, lag daran, daß er die jüngsten Entwickelungsstadien nicht kannte.

Wie steht es nun aber mit der Frage, ob die Karpelle zusammen einer Blüte angehören, oder ob jedes Karpell eine Blüte darstellt und die „Blüte" SCHUMANNS also eine Infloreszenz ist?

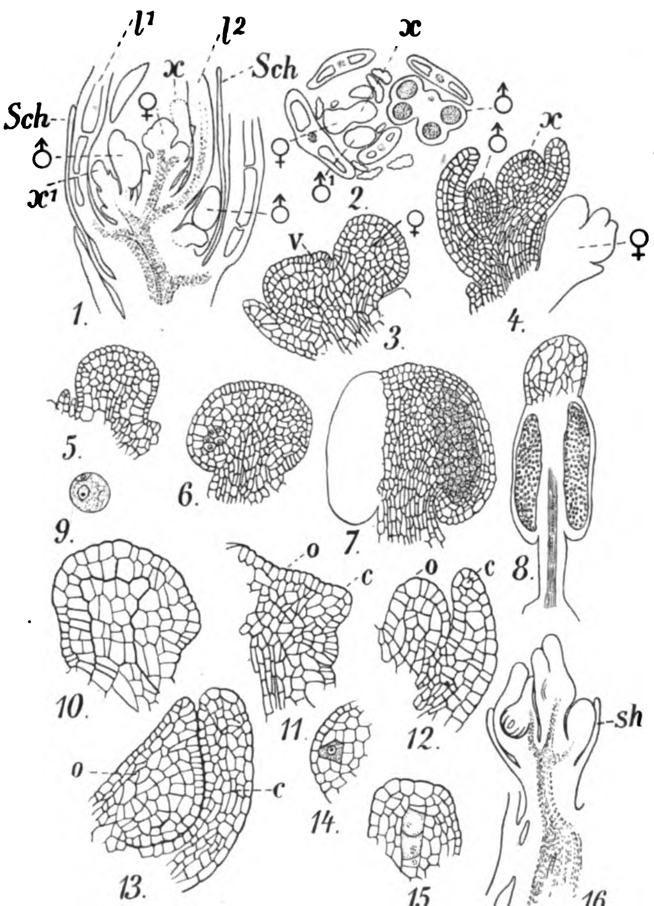


Fig. 452. *Zannichellia palustris*, nach CAMPBELL. 1 Fast medianer Längsschnitt durch die Stammspitze. x Stammspitze, sch Scheide, l^1, l^2 die beiden Spathablätter, ♀ weibliche, ♂ männliche Blüten. 2 Querschnitt durch eine Endknospe. 4 Längsschnitt der Stammspitze. 3 Idem, nach der Teilung in einen weiblichen Zweig ♀ und in der sekundären Stammspitze v. 5—7 Entwickelungsstadien des Stamens. 8 Längsschnitt eines alten Stamens mit Appendix. 9 Pollenkorn. 10 Längsschnitt einer jungen ♀ Infloreszenz, Dichotomie des Pleroms. 11—13 Entwickelung von Ovulum (o) und Karpell (c). 14, 15 Ausbildung des Archespors. 16 Längsschnitt durch die Infloreszenz. sh Scheide.

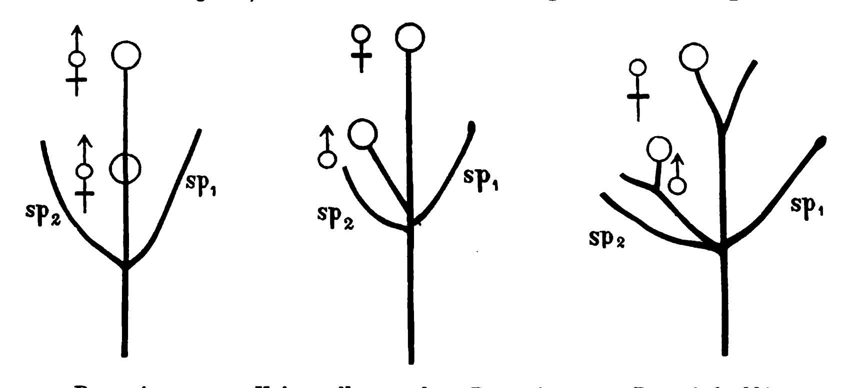
Ich will hier wörtlich übersetzen, was CAMPBELL darüber sagt:

„Sehr bald nachdem die Stengelspitze sich geteilt hat, wird die junge Infloreszenz kenntlich durch ihre verbreiterte Form, das andere Glied der Dichotomie bleibt mehr zugespitzt (Fig. 452, 3). Es zeigt sich bald, daß das Breiterwerden des Blütenzweiges einer in ihm stattfindenden zweiten Dichotomie zuzuschreiben ist. Der Zweig ähnelt in diesem Zustande sehr einem jungen staminalen, ist aber etwas größer. Die Anordnung der Gewebe ist sehr deutlich. Die Epidermis wird vom axialen Plerom durch eine Periblemschicht getrennt, welche an der Unterseite des Zweiges am stärksten entwickelt ist. Zur Zeit der

ersten Dichotomie besteht das Plerom auf dem Längsschnitt aus 4 Zellreihen, gabelt sich aber an der Spitze, so daß ein Zweig zu jedem Zweige der Infloreszenz geht (Fig. 452, 10). Falls nur 2 Karpelle vorhanden sind, tritt keine weitere Teilung ein, aber in allen von mir untersuchten Exemplaren wurde die Dichotomie in jedem Zweige wiederholt."

Die erste Andeutung der Dichotomie des Primordiums beruht also fide Fig. 452, 10 auf der Beobachtung, daß die Zahl der Zellen des Pleroms auf dem Längsschnitt verdoppelt ist.

Mir scheint *Zannichellia* am besten mit *Ruppia* zu vergleichen. Stellt man sich vor, daß bei *Ruppia* die obere Blüte der Aehre weiblich geworden ist, so bekommt man da eine Blüte mit 4 Karpellen. Die untere ist ♂ geworden und auf 1 Stamen reduziert. Ferner bildet sich die untere Blüte nicht mehr auf der Hauptachse der Aehre, sondern auf einem Seitensproß, danach würde das Diagramm wie folgt:



Ruppia. Unisexuell gewordene Ruppia. Zannichellia.

Und es brauchte sich nun nur noch der ♂ Seitenzweig und die ♀ Hauptachse zu gabeln, um die Infloreszenz von *Zannichellia* zu haben.

Gegen diese Auffassung spricht nicht der Umstand, daß bei *Ruppia* die Blätter distich stehen und bei *Zannichellia* in 3-zähligen Wirteln, denn wir haben schon gesehen, daß bei *Zannichellia* nur Scheinwirtel vorliegen, indem ein Blatt des Wirtels dem Achselsprosse angehört, welcher zu einem der beiden distichen Blätter des Hauptsprosses gehört.

Eine Ableitung von *Ruppia* ist also keineswegs unmöglich, ob sie aber in der Tat stattgefunden hat, ist eine ganz andere Frage. Gegen eine solche Ableitung spricht das Vorhandensein einer Scheidenbildung (ganz ohne Gefäße und ohne Mesophyll) unter jedem Blattwirtel bei *Zannichellia,* welche *Ruppia* abgeht; der Anschluß der *Zannichellieae* ist und bleibt recht unsicher.

Die Wurzel von *Zannichellia* zeigt eine Eigentümlichkeit, welche nach DE BARY (1884, p. 9) nur bei zwei anderen Pflanzen bekannt ist und zwar bei *Pistia stratiotes* und bei *Hydrocharis.* Es ist nämlich ein deutliches Dermatogen über der Wurzelspitze vorhanden, deutlich zu unterscheiden von dem weiter nach innen liegenden Periblem und dem weiter nach außen liegenden Kalyptrogen. Die Epidermis setzt sich also über die Wurzelspitze hin fort, und die massive Wurzelhaube wächst infolge schneller Teilung ihrer inneren Zellschicht.

Die ♂ Blüte

entsteht, wie wir sahen, aus dem der Hauptachse genäherten Gabelzweige des dichotomierten Achselsprosses von einem der beiden die Infloreszenz einhüllenden Spathablätter. Sie ist zunächst kaum vom anderen Gabelzweige, der zu einem Seitensproß wird, zu unterscheiden, bald aber wird der Sproß oben breiter, während der untere Teil nur wenig in die Dicke wächst und zum Filament wird, und der obere Teil die junge Anthere darstellt (Fig. 452, 5—7).

Zu dieser Zeit gleicht das Staubblatt einem jungen Sporophyll von *Equisetum* auffallend. An der Basis der Anthere findet sich eine Scheide, die nach CAMPBELL der unter den vegetativen Blättern ganz ähnlich ist, aber sehr klein bleibt und deshalb leicht übersehen wird. SCHUMANN faßte sie als ein Vorblatt auf und deutete als solches nach CAMPBELL nur den inneren Rand dieser Scheide, ihren einzigen Teil, welchen er sah.

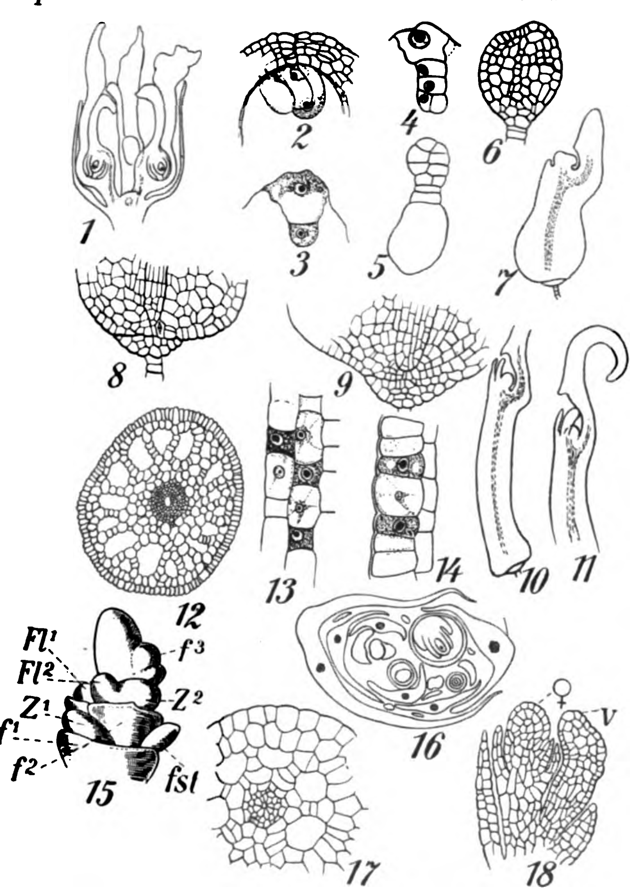


Fig. 453. 1—14 Zannichellia palustris, nach CAMPBELL. 1 Längsschnitt einer fast reifen ♀ Infloreszenz. 2 Eiapparat zur Zeit der Befruchtung. 3—11 Entwickelung des Embryos. 9 Wurzel eines fast reifen Embryos. 12 Querschnitt eines Internodiums eines erwachsenen Stengels. 13, 14 Epidermiszellen in der Nähe der Wurzelspitze, 13 in Oberansicht, 14 im Längsschnitt, die Zellen mit dichtem Inhalt sind sekretorisch. 15—18 Najas. 15 Stengelspitze von Najas graminea, nach SCHUMANN. z^1, z^2 Seitenzweige, f^1—f^3 fertile Blätter, fst steriles Blatt, Fl^1, Fl^2 Blütenanlagen. 16—18 Najas flexilis, nach CAMPBELL. 16 Querschnitt der Endknospe. 17 Querschnitt eines jungen Stengelinternodiums. 18 Längsschnitt der Stengelspitze. v Stengelspitze, ♀ junge weibliche Blüte.

Das Archespor wird an 4 Punkten angelegt, die Anthere ist also vom gewöhnlichen, 4-fächerigen *Angiospermen*-Typus. Zwischen den Mikrosporen ist Plasma vorhanden mit vielen Kernen, das wohl von den Tapetenzellen herrührt und nicht, wie CAMPBELL meinte, von Mikrosporenmutterzellen, welche keine Mikrosporen bildeten. Der Pollen ist kugelig und hat nur eine Hülle.

Ganz eigenartig ist beim Staubblatt die Bildung eines deutlichen Endlappens, sowie das Vorkommen eines Stranges von Tracheiden im Filament (Fig. 452, 8).

Als

♀ Blüten

betrachtet CAMPBELL, wie wir sahen, die Organe, welche wir als Karpelle auffassen, und die auch er für Karpelle hält, bis auf welche die Blüten reduziert sind.

Das Karpell breitet seine Spitze zu einem peltaten Stigma aus und trägt das Ovulum nach CAMPBELL nicht, wie man allgemein annahm, seitlich, sondern das Ovulum ist kaulinär und terminal am Blütenboden (nach CAMPBELL an der Infloreszenzachse) gebildet, vergl. Fig. 452, 11. Die Entwickelung des Ovulums selbst verläuft normal. Das Archespor ist hypodermal, schneidet eine Tapetumzelle, welche sich später noch einmal teilt, ab, und aus der unteren Zelle entsteht eine Reihe von 3 Makrosporen (Fig. 452, 15). CAMPBELL meint, daß die obere und nicht die untere Zelle dieser Reihe zum Embryosack wird. Zwei Integumente werden gebildet, das äußere bleibt aber kürzer als das innere, die Mikropyle bildende. Das Karpell drückt sich dem verlängernden Blütenboden an (Fig. 452, 12, 13, 16), und beide zusammen wachsen zum Griffel heran. Der Griffelkanal ist von einem sezernierenden Gewebe ausgekleidet, das wohl dem Pollen die nötige Nahrung zuführt. Die Makrospore wird durch wiederholte Teilung der Tapetumzelle tief in den Nucellus vergraben, keimt normal und bildet in gewöhnlicher Weise Eiapparat, Endospermkern und Antipoden. Bisweilen vermehren sich die Antipoden zu 3, 4 oder 5.

Von den Embryosegmenten bildet das obere sowohl Kotyledon wie Stengelspitze, das untere Hypokotyl und Wurzel. Eine große Basalzelle wird gebildet. Der terminale Ursprung der Stengelspitze erinnert also an den Vorgang bei den *Commelinaceen* und *Dioscoraceen* und ist verschieden von dem bei *Alisma* etc.

An *Zannichellia* können wir nun meines Erachtens am besten die Familie der

Najadaceae

mit nur einer Gattung, *Najas*, anschließen. Es sind Süßwasserpflanzen (nur *N. marina* im Brackwasser in Schweden), welche, über die ganze Erde verbreitet, sowohl auf der südlichen wie auf der nördlichen Halbkugel vorkommen. Gewisse Arten, wie *N. major* ALL., sind dabei kosmopolitisch, andere sehr beschränkter Verbreitung.

Mit *Zannichellia* haben sie die dreiblätterigen Scheinquirle gemein, bei welchen zwei Blätter der Hauptachse, eines dem Axillarsprosse angehören.

Die Grundlage unserer Kenntnisse wurde 1870 von MAGNUS in seiner Monographie (Beitr. z. Kenntn. d. Gattung Najas, Berlin 1870) gelegt, auch bearbeitete MAGNUS die Gattung in ENGLER und PRANTL und schrieb nochmals über das Genus in den Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Die neueste monographische Bearbeitung ist die von RENDLE in ENGLERS Pflanzenreich, Bd. 4, Teil 12, 1901, während die innere Morphologie von CAMPBELL (A morphol. study of Naias and Zannichellia) in den Proc. of the Calif. Acad. of Sciences, III, Bot., I, 1897) beschrieben wurde.

CAMPBELL untersuchte *Najas flexilis*, die einzige Art, welche ihm zugänglich war, Untersuchung mehrerer Arten, betont er, ist erwünscht, da zumal der Embryosack bedeutende Variationen in seiner Entwickelung zeigt. Das Material wurde im Detroit-River gesammelt.

Die *Najas*-Arten sind vollständig untergetauchte Pflanzen mit außerordentlich einfachen unisexuellen Blüten. Die Blätter stehen in anscheinend dreigliedrigen Wirteln am schlanken dünnen Stengel, aber es zeigt sich, daß eines dieser 3 Blätter einem Zweige angehört, der in der Achsel von einem der beiden anderen Blätter entspringt.

Mit Ausnahme dieses basalen Blattes eines jeden Zweiges stehen die Blätter in Paaren, und das eine von jedem Paare ist immer etwas niedriger eingepflanzt als das andere. Von diesen entwickelt stets das untere Blatt einen Seitenzweig in seiner Achsel, während das obere stets steril ist. Wie wir sahen, fängt jeder Zweig mit einem Blatte an, das andere dieses Paares fehlt also. An Stelle dieses Blattes steht eine Blüte, welche bei *N. flexilis* ♂ oder ♀ sein kann, bei *N. major*, welche diöcisch ist, auf demselben Exemplare entweder ♂ oder ♀ ist.

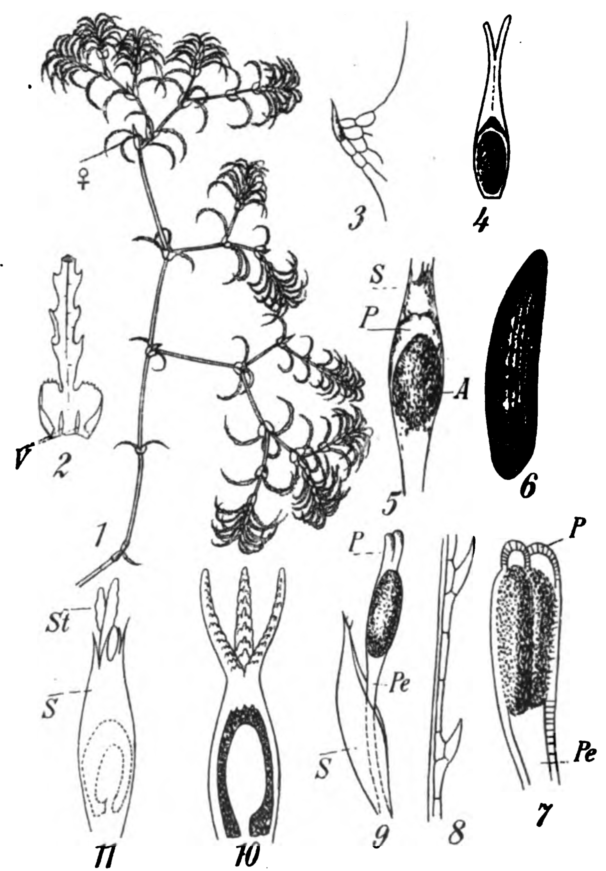


Fig. 454. Najas, nach Rendle. 1 Najas minor. Teil einer Pflanze, ♀ weibliche Blüte. 2 Unterer Teil eines Blattes, die Scheide mit den Intravaginalschuppen (V). 3 Zahn am Rande der Blattspreite. 4 ♀ Blüte nach der Befruchtung. 5 ♂ Blüte. S Spatha, P Perianth, A Anthere. 6 Same. 7 ♂ Blüte von N. graminea. P Perianth, Pe Blütenstiel. 8 Blattrand derselben Art. 9 Männliche Blüte von N. flexilis, die Verlängerung des Blütenstieles (Pe) kurz vor dem Aufspringen der Anthere zeigend. 10 Weibliche Blüte von N. marina mit aufgeschnittenem Ovar zur Demonstration des anatropen Ovulums. 11 Weibliche Blüte von N. Schweinfurthii. St Stigmata.

Diese Blüten gehen, wie wir später sehen werden, aus der Teilung eines Primordiums hervor, dessen eine Hälfte zur Blüte, dessen andere zu einem Sproß wird, offenbar stehen also die Blüten nicht an Stelle des fehlenden Blattes, sondern an Stelle von dessen Achselsproß, und das Blatt kann sich, wohl infolge Nahrungsmangels, indem die vorhandenen Bildungsstoffe von der Blüte verbraucht werden, nicht bilden.

Wir wollen uns nun weiter an die Beschreibung von Campbell halten.

Er bemerkt, daß vielleicht die auffallendste Eigentümlichkeit von *Najas* die außerordentliche Aehnlichkeit ist, welche zwischen den ♂ und ♀ Blüten besteht, sowohl in Ursprung wie in Struktur, so daß sie an-

fänglich nicht zu unterscheiden sind. Das Staubblatt wird von Hüllen eingeschlossen, welche den Integumenten des Ovulums zu entsprechen scheinen, wie wir später näher erörtern wollen.

Bei einem Studium des Stengelvegetationspunktes zeigt sich volle Bestätigung der von MAGNUS erhaltenen, schon von SCHUMANN bestätigten Verhältnisse zwischen Blättern, Stengeln und Blüten. Die Blätter entstehen in Paaren, und zwar stehen die Blätter meistens an entgegengesetzten Seiten des Stengels, das eine aber etwas niedriger inseriert als das andere. Das niedrigere ist größer, seine Basis umgreift den Stengel scheidenförmig, und sobald es sichtbar ist, bildet sich in seiner Achsel ein Auswuchs, der sich in 2 fast gleiche Teile spaltet, von denen der eine zum Zweige wird, der in der Achsel des älteren Blattes steht, und der andere zur Blüte. In der Achsel des etwas höher inserierten Blattes entsteht kein seitlicher Auswuchs. Im Vegetationskegel sind Epidermis, Periblem und Plerom deutlich sichtbar. Im älteren Stengel findet sich unter der Epidermis die lakunäre Rinde, eine Stele aus dünnwandigen, verlängerten Zellen, welche eine zentrale Höhlung umschließen, und eine deutliche Endodermis um die Stele herum. MAGNUS fand weder Gefäße noch Tracheiden, CAMPBELL bei *N. flexilis,* auf Längsschnitten junger Stengelteile, stets spiralig oder ringförmig verdickte Tracheiden (in einer einzigen Reihe im Zentrum des Bündels, welche vom Längenwachstum zerstört wird und eine zentrale Höhlung zurückläßt), CASPARY fand sie an der Basis des Funiculus, CAMPBELL weiter im Blütenstiel und in den jungen Blättern, CHRYSLER aber konnte sie. sogar bei der kräftigeren *N. marina,* nie nachweisen.

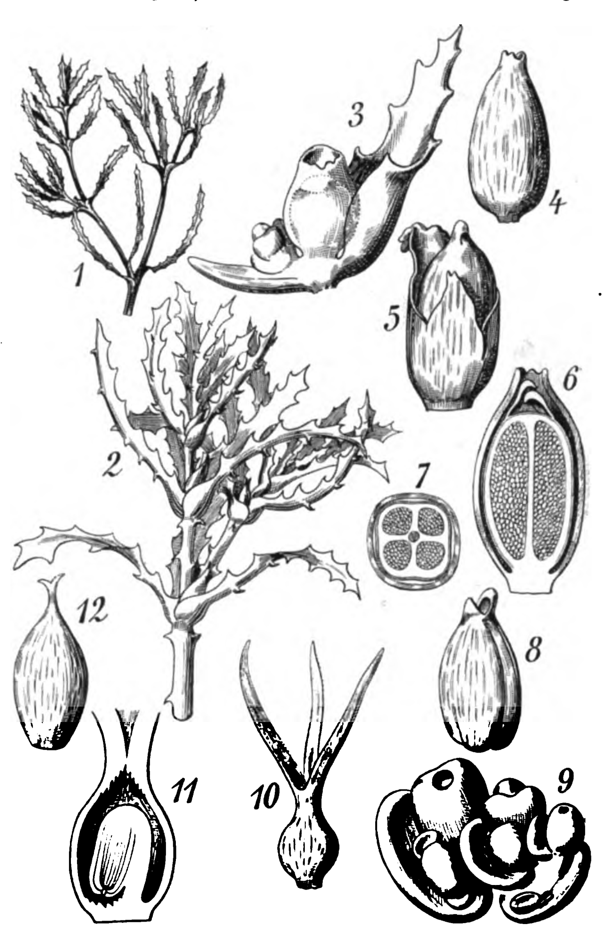


Fig. 455. Najas major. 1 Nach MAGNUS. Stück einer Pflanze. 2—13 Nach SCHUMANN in Flora brasiliensis. 2 Blühender Zweig. 3 Junge männliche Blüte. 4 ♂ Blüte. 5 Selbige geöffnet. 6 Selbige im Längsschnitt. 7 Im Querschnitt. 8 Nach Entfernung der äußeren Hülle. 9 Junge weibliche Blüten. 10 ♀ Blüte. 11 Selbige im Längsschnitt, den Samen und Embryo zeigend. 12 Frucht.

An den Blättern finden sich braune von den marginalen Zellen gebildete Zähne, wodurch die Blätter gesägt aussehen. Querschnitte zeigen ähnliche aber einfachere Struktur als die des Stengels. Bei *N. flexilis* besteht das Blatt außer in der Mitte nur aus 2 Zellschichten. Die Mitte wird von einem Gefäßbündel, welches dem des Stengels sehr ähnlich, aber ohne Endodermis ist, und von einem einfacheren Kanal durchsetzt. In den jüngeren Stadien sieht man eine einzige Reihe von Tracheiden in die Basis des Blattes eintreten, aber im erwachsenen Blatte ist keine

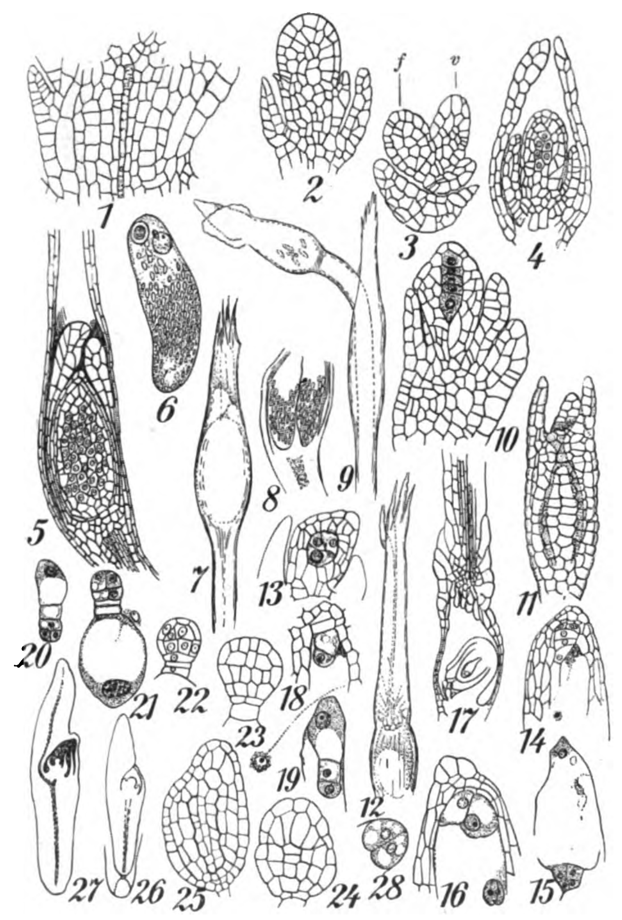


Fig. 456. **Najas flexilis**, nach CAMPBELL. 1 Längsschnitt eines jungen Stengelinternodiums, das zentrale Ringgefäß oder Gefäßbündel zeigend. 2 Längsschnitt einer jungen ♂ Blüte mit 2 Hüllen. 3 Ein junges Rudiment, sich in Blütenanlage (f) und lateralen Zweig (v) teilend, unten das Tragblatt. 4 Aeltere ♂ Blüte mit Archespor im Längsschnitt. 5 Längsschnitt einer fast reifen ♂ Blüte. 6 Reifes Pollenkorn. 7 Reife ♂ Blüte. 8 Längsschnitt des unteren Teiles einer solchen, die vollständige Ausbildung zweier Loculi zeigend. 9 ♂ Blüte nach Ausstreuung des Pollens, die äußere Hülle lateral durchbrechend. 10 Längsschnitt einer ♀ Blüte. 11 Junge ♀ Blüte. 12 Reife ♀ Blüte. 13 Junges Ovulum mit Archespor. 14 Zwei Schnitte eines abnormalen Embryosackes, in welchem die oberen Archesporzellen nicht absorbiert waren und kein bestimmter Eiapparat ausgebildet war. 15 Unterer Teil dieses Embryosackes mit 6 Antipoden (nur 4 im Schnitt sichtbar). 16 Oberer Teil eines normalen Embryosackes. 17 Längsschnitt durch ein reifes Ovar. 18—27 Ausbildung des Embryos. 28 Zwei Synergiden aus einem Embryosack wie der von Fig. 16.

Spur davon zu finden. Eine Epidermis wird, wie MAGNUS zeigte, nur am Blatte von *N. major* gefunden. Zwischen Blattbasis und Stengel finden sich zwei Squamulae intravaginales.

Der primären Wurzel fehlt nach CAMPBELL die Wurzelhaube; wie es in dieser Hinsicht mit den Wurzeln erwachsener Exemplare steht, konnte er bei Mangel an Material nicht untersuchen, und auch CHRYSLER sagt nichts darüber.

CAMPBELL meint, daß die Blüten von *Najas* die einfachsten sind, welche eine *Angiosperme* überhaupt haben kann. und betrachtet sie als primitiv. Nach ihm besteht die weibliche Blüte aus einem einzigen Karpell

mit einem Ovulum, die männliche aus einem einzigen, fast stets unilokulären Stamen. Sowohl Ovulum wie Stamen entstehen genau axil. Das Staubblatt ist von 2 Hüllen umgeben, von denen nach CAMPBELL die innere das Homologon des Integuments des Ovulums ist; die äußere kann nach ihm entweder als Perianth, als ein Homologon des Karpells oder als eine Braktee betrachtet werden, es ist schwer zu entscheiden als welche. Die erwachsene ♂ Blüte von *N. flexilis* hat einen deutlichen Stiel, ein vom „Integument“ umgebenes Staubblatt und eine über die Anthere verlängerte äußere Hülle. Der obere Teil des „Integuments“ ist zu geschwollenen Lappen entwickelt, welche schließlich sich öffnen, um den Pollen den Austritt zu erlauben; der untere Teil ist stark zusammengedrückt. Die äußere Hülle endet in einer Anzahl brauner, denen des Karpells der ♀ Blüte recht ähnlicher Zähne. Die ♀ Blüte hat 2 Hüllen, von denen eine, wahrscheinlich die innere, nach CAMPBELL das Homologon der inneren Hülle der ♂ Blüte ist, ein Karpell und bei vielen Arten noch eine Hülle, welche nach CAMPBELL vielleicht ein Perianth und vielleicht das Homologon der äußeren Hülle der ♂ Blüte ist.

Bestäubung findet wahrscheinlich durch die Bewegung des Wassers statt.

Andere Autoren haben andere Anschauungen über die morphologische Natur der verschiedenen Teile der Blüten. Wir wollen die wichtigsten hier zusammenstellen.

Männliche Blüte.

	CAMPBELL	MAGNUS	RENDLE
Stamen	Stamen	Stamen	Stamen
innere Hülle	Integument	innerer Perianthkreis	Perianth
äußere Hülle	Perianth? Braktee? Homologon Karpell?	äußerer Perianthkreis	Spatha

Weibliche Blüte.

	CAMPBELL	MAGNUS	EICHLER, ENGLER	RENDLE
Nucellus	Nucellus	Nucellus	Nucellus	Nucellus
inneres Integ.	inneres Integ.	inneres Integument	inneres Integ.	inneres Integ.
äußeres Integ.	äußeres Integ.	äußeres Integument	äußeres Integ.	äußeres Integ.
innere Hülle	einziges Karpell	innerer Perianthkreis	Karpell	Karpell
äußere Hülle	Perianth?	äußerer Perianthkreis	Perianth	Spatha

Vieles davon ist Geschmacksache, nicht aber die Frage, ob man mit CAMPBELL *Najas* als die primitivste *Angiosperme* auffassen soll oder, wie üblich, als reduziert. Da stehe ich ganz auf der Seite derjenigen, welche in *Najas* eine stark reduzierte Form sehen, und ich glaube mit CHRYSLER, daß sie, wie schon MAGNUS für möglich hielt, durch Reduktion der Karpelle bis auf eins von einer Ahne wie *Zannichellia* hergeleitet werden kann.

Gegen die primitive Natur von *Najas*, welche CAMPBELL sogar dazu bewegt, die jungen Stadien der mikro- und makrosporangiaten Gebilde

von *Najas* mit den Sporangien von *Azolla* und deren Indusium als Homologon eines Ovularintegumentes zu vergleichen, führt CHRYSLER folgendes an:

1) Daß die Anwesenheit von Tracheiden in den Knoten, Blütenstielen und jungen Blüten bei *N. flexilis* sich ganz gut erklärt, wenn man annimmt, mit einer in Wasser gelangten Landpflanze zu tun zu haben, daß aber nicht einzusehen ist, weshalb eine ursprüngliche Wasserpflanze überhaupt Tracheiden haben sollte.

2) Daß aus RENDLES Monographie hervorgeht, daß keineswegs, wie CAMPBELL meinte, die Anthere bei den meisten *Najas*-Arten nur eine Pollenhöhlung enthält. RENDLE zeigt, daß 7 Arten eine unilokuläre Anthere, 23 die gewöhnliche quadrilokuläre Anthere haben. Erstere ist also wohl durch Reduktion aus letzterer entstanden, auch darf aus der Einzahl des Staubblattes nicht auf Primitivität geschlossen werden, sonst wären auch die monandrischen Orchideen primitiv.

3) Da die Stigmata meistens mehrere, 2 bis 3 oder noch mehr betragen, liegt es auf der Hand, das einzige Karpell von *Najas*, wie bei den *Gramineen*, durch Reduktion aus mehreren hervorgegangen zu denken.

4) Die unisexuellen Blüten lassen sich als reduzierte hermaphrodite auffassen.

5) Die Befruchtung unter Wasser bei *Najas* ist wohl sicher nicht primitiv, sonst hätte sie wohl Spermatozoen behalten. Die Bestäubung mittels unbeweglicher Pollenkörner deutet ebenfalls auf Herleitung von einer Landpflanze hin.

Die x-Generation bietet nichts Auffallendes, es fragt sich aber, ob stets eine Fusion der Polkerne stattfindet. Es ist nämlich stets ein einziger großer Kern an der Basis des Embryosackes vorhanden, welcher vielleicht der unveränderte untere Polkern ist. Das Endosperm stammt vom oberen der beiden primären Endospermkerne und ist rudimentär. Abweichungen vom gewöhnlichen Typus, wie Vermehrung der Zahl der Antipoden, sind häufig, haben aber wenig Wichtigkeit. Die Zygote teilt sich in eine Reihe von Segmenten, von denen das obere den Kotyledon, das 2. den Stengel und das 3. und 4. die Wurzel, die übrigen die Suspensorzellen bilden.

Von den *Helobiae* bleiben nun noch die *Altheniaceae*, die *Cymodoceaceae* und die *Triuridaceae* zu besprechen übrig.

Zu den

Altheniaceen

gehört nur *Althenia*. Die Gattung ist charakterisiert durch ♂ Blüten mit 3-zähniger, kurzer, becherförmiger Blütenhülle und 3 miteinander verwachsenen, je 2-thecischen Staubblättern und ♀ Blüten mit 3 getrennten Perianthblättern und 3 geraden Fruchtblättern.

In ihrem Wuchs erinnert sie an *Zannichellia*, ist aber viel zarter, in der Form ihrer borstenförmig bescheideten Blätter erinnert sie an *Ruppia*. ASCHERSON stellt sie zu den *Potamogetaceen-Zannichellieen*, wogegen aber meiner Ansicht nach die Dreizähligkeit der Blüten spricht. Wo sie anzuschließen sind, ist mir recht unklar, ich lasse sie im Stammbaum nur in den *Alismataceen* wurzeln, weil sie mit diesen wenigstens die Apokarpie gemein haben. *Althenia filiformis* kommt

im Mittelmeergebiet und an der atlantischen Küste Frankreichs vor; andere Arten sind australisch. Alle sind Bewohner brackiger Gewässer in der Nähe der Meeresküsten. Außer *A. filiformis* gibt es noch *A. cylindrocarpa* (Körn.) Aschers. aus Südaustralien und Tasmanien und *A. australis*, welche im westlichen Australien vorkommt.

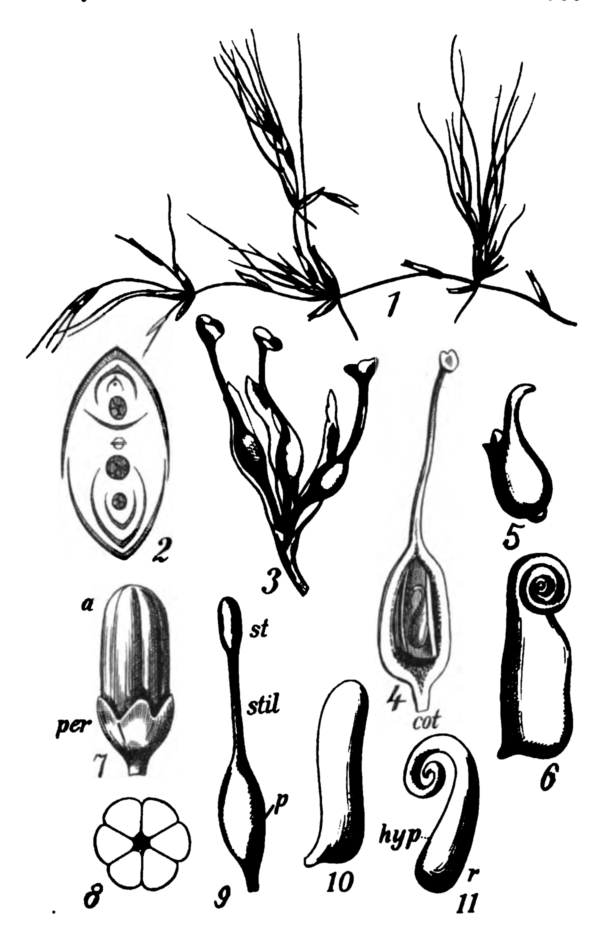


Fig. 457. Althenia. 1—6 A. filiformis F. Petit, nach Prillieux. 1 Habitus. 2 Diagramm des Blütenstandes. 3 Weibliche Blüte. 4 Frucht im Längsschnitt. 5 Embryo aus dem unreifen Samen. 6 Reifer Embryo. 7—11 Althenia cylindrocarpa Ascherson, nach Ascherson. 7 Männliche Blüte. per Perianth, a Antheren. 8 Querschnitt der verwachsenen Antheren. 9 Karpell. p Fruchtknoten, stil Griffel, st Narbe. 10 Same. 11 Embryo. hyp hypokotyles Glied, r Radicularende, cot Kotyledonarende.

Die eigentümliche Familie der

Cymodoceaceae

mit zweihäusigen Blüten, mit 2 verwachsenen dithecischen Staubblättern und mit 2 Karpellen mit 2 Narben, ohne Blütenhülle, ist meines Erachtens von sehr zweifelhafter Verwandtschaft. Es gehören hierher zwei Gattungen, welche von Ascherson, der sie zu der Untergruppe *Cymodoceeae* der *Potamogetonaceae* stellt, in folgender Weise unterschieden werden:

A. Antheren am Blütenstiel in gleicher Höhe. Fruchtblätter mit 2 Narben . . . . *Cymodocea.*

B. Antheren am Blütenstiel meist in etwas verschiedener Höhe. Fruchtblatt mit 1 Narbe . . . . *Halodule.*

Die Gattung

Cymodocea

besteht nach der von Ascherson entlehnten Fassung aus 7 Arten, von denen 5 in den tropischen Meeren, 1 in denen der nördlichen und 1 in denen der südlichen gemäßigten Zone vorkommen. Von der Cytologie dieser Gattung ist meines Wissens noch nichts bekannt, so daß wir uns auf eine Besprechung der gröberen morphologischen Eigenschaften beschränken müssen.

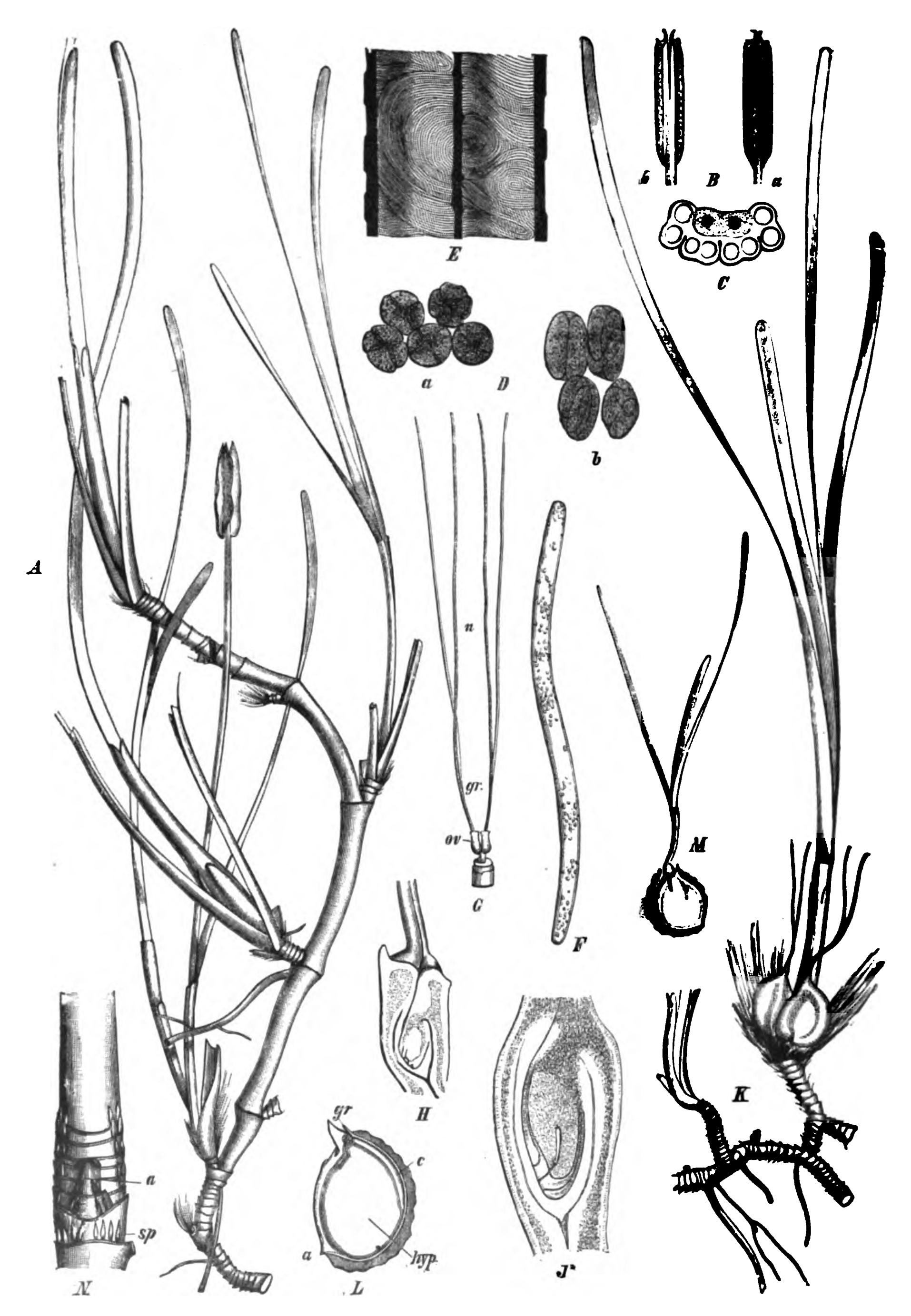


Fig. 458. Cymodocea nodosa (Ucria) ASCHERS., nach BORNET. A Pflanze mit ♂ Blüte (nat. Gr.). B ♂ Blüte, a von der Vorder-, b von der Rückseite (nat. Gr.). C Dieselbe (jung) im Querschnitt (60/1). D Pollentetraden, a ganz jung, b etwas älter (250/1). E geöffnete Antherenhälfte, die fadenförmigen Pollenkörner zeigend (5/1). F Ein noch nicht ausgewachsenes Pollenkorn. G Weibliche Blüte. ov Fruchtknoten, gr Griffel, n Narben

(nat. Gr.). H Junges Karpell mit eben gebildetem Ovulum (15/1). J Ovulum nach der Befruchtung (15/1). K Fruchttragende Pflanze (nat. Gr.). L Geöffnetes Früchtchen (2/1), den Embryo zeigend. a Anheftungsstelle des Früchtchens, c Kotyledon, gr Griffel, hyp Hypokotyl. M Keimpflanze (nat. Gr.). N Teil des Rhizoms (2/1). a Stiel einer ♀ Blüte, sp Squamulae intravaginales.

Die Blüten sind zweihäusig, die männlichen bestehen aus 2 seitlich der Länge nach verwachsenen Staubblättern (Fig. 458 B, C) und die weiblichen aus 2 nebeneinander stehenden Karpellen, welche je 2 Narben tragen (Fig. 458 G). Die Pflanzen haben ein langlebiges Rhizom mit zahlreichen, oft genäherten, ringförmigen Blattnarben. Die Laubblätter haben mehr oder weniger verlängerte offene Scheiden. Die nebenstehende Fig. 458 mag dies verdeutlichen.

Bemerkenswert ist der Umstand, daß bei der sehr selten blühenden *Cymodocea antarctica* der obere Teil eines gewöhnlichen Laubsprosses sich, wie ASCHERSON sagt, gewissermaßen in einen natürlichen Steckling umbildet. Es folgt nämlich bei dieser Pflanze auf ein gewöhnliches Laubblatt ein mit dessen Medianebene gekreuztes Niederblatt, hier Kammblatt genannt, welchem sich in normaler 2-zeiliger Folge wieder Laubblätter anschließen. Unterhalb des Kammblattes bricht nun der Sproß ab, nachdem schon vorher das Parenchym des Kammblattes zerstört ist, und nur dessen mechanisches Gewebe, den Zähnen eines Kammes ähnlich, übrig geblieben ist. Der abgebrochene Sproß legt sich nun mittels dieses Kammes im Schlamm vor Anker, bewurzelt sich und wächst zu einer neuen Pflanze aus. Erwähnt sollen auch noch die Flossenzähne von *Cymodocea ciliata* EHRB. werden. Solche sind sonst noch bei *Thalassia (Hydrocharitaceae)* bekannt. Sie bilden sich am Rande der Blätter, indem die Randzellen gruppenweise zu spitzen Fortsätzen auswachsen, welche seitlich miteinander verwachsen.

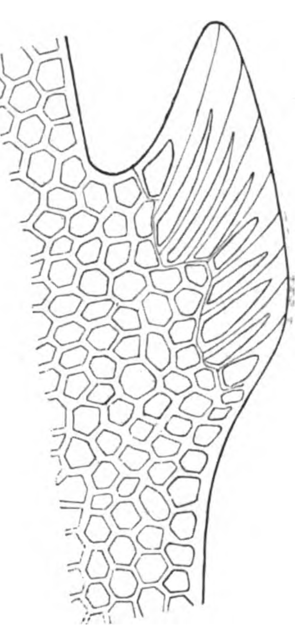


Fig. 459. Flossenzahn von Cymodocea ciliata EHRB., nach MAGNUS in ASCHERSON.

ASCHERSON unterscheidet 3 Untergattungen, nämlich:

Phycagrostis ASCHERS., mit flachen Laubblättern, mit 3 Arten. Hierher die abgebildete *C. nodosa* (*Phycagrostis major* CAROL.) aus dem Mittelmeer etc.

Phycoschoenus ASCHERS., mit stielrunden Blättern. Hierher *C. isoetifolia* aus dem indo-pazifischen und *C. manatorum* aus dem westindischen Gebiete.

Beide Untergattungen haben kurze Laubtriebe. Endlich

Amphibolis, mit verlängerten Laubtrieben und verhältnismäßig kurzen, breiten Blättern. Hierher *C. ciliata*, deren Blätter oberwärts zahlreiche Flossenzähne haben (vergl. Fig. 459), aus dem Indischen und westlichsten Stillen Ozean und *C. antarctica* von Neuholland (extratropische Küste).

Die nahe verwandte, der Sektion *Phycagrostis* am nächsten stehende Gattung *Halodule* zählt 2 Arten, *H. uninervis* aus dem indo-pazifischen und *H. Wrightii* aus dem westindischen Ozean, letztere vielleicht auch an der tropischen Westküste Afrikas.

Wie gesagt, ist die Verwandtschaft der *Cymodoceaceae* noch sehr unklar.

Das gilt auch für eine Familie, welche vielleicht von den *Alismataceen* hergeleitet werden kann, aber dann doch sehr stark abweicht, von den

Triuridaceae,

welche Engler aber ihrer sehr zweifelhaften Verwandtschaft wegen — sogar die Monokotylie ist nicht sichergestellt — als Typus einer eigenen Reihe, der *Triuridales,* betrachtet. Dagegen läßt sich auch gar nichts einwenden.

Es sind kleine, saprophytische Pflänzchen von gelber oder blaurötlicher Farbe. In wildem Zustande kenne ich nur 1 Art, *Sciaphila nana,* welche in dichten *Bambusa*-Gebüschen in der Nähe der Irrenanstalt bei Buitenzorg zusammen mit einer kleinen *Schizaea* häufig war. Die Blüten sind meist eingeschlechtlich, das Perianth 3- bis 9-blätterig, korollinisch, am Grunde verwachsen. Stamina 2 bis 6, Filamente sehr kurz oder fehlend. Die ♀ Blüten bisweilen mit 2 oder mehr Staminodien und zahlreichen 1-fächerigen Karpellen mit bitegminären (früher meinte man unitegminären) Ovulis.

Es sind bis jetzt 3 Gattungen bekannt:

Sciaphila, mit einigen Arten aus Java, Ceylon und Südamerika,
Triuris, mit nur 2 Arten aus Brasilien, und
Seychellaria Hemsl., Ann. of Botany, 1907, mit 1 Art von den Seychellen.

Nebenstehende Fig. 460 möge einen Eindruck dieser Gattungen geben.

In letzter Zeit wurde

Sciaphila

von Poulsen (Meddel. fra den naturh. Foren. i Kjøbenhavn, 1906, p. 14) und von Wirz (Flora, Bd. 101, 1910, p. 418) näher untersucht. Da erstere Arbeit mir nicht zugänglich, halte ich mich an letztere. Poulsen meint, man könne die *Triuridaceen* ebensogut in die Nähe der *Alismataceen,* wie in die der *Ranunculaceen* stellen. Engler hält sie für monokotyl zwischen *Helobiae* und *Glumifloren,* und Wirz weist nach, daß die Pollenbildung nach dem Monokotylentypus stattfindet; eine Einreihung irgendwo in der Nähe der *Alismataceen* scheint demnach wohl angebracht.

Das von Wirz untersuchte Material wurde von Ernst auf Java gesammelt, die Art wurde nicht genau bestimmt, steht aber nach W. der *Sciaphila andajensis* Becc. am nächsten.

Die Blüten sind eingeschlechtlich und stehen in traubigen Infloreszenzen, deren Gipfel von 4—5 ♂ Blüten eingenommen werden. Darunter folgen in geringem Abstande die ♀ Blüten, meist in etwas größerer Zahl, auf ziemlich langen Stielen. Die ♂ Blüten haben kaum mehr als 1 mm im Durchmesser. Das Perianth ist 6-zählig, seine

Zipfel tragen an ihrer Spitze einen keulenförmigen Appendix aus plasmareichen Zellen. Die Stamina sind in der Dreizahl vorhanden, an ihrem Grunde findet sich auf der Innenseite ein kleiner, zahnförmiger Höcker, der vielleicht als letzter Rest eines Pistillodiums zu deuten ist (Fig. 461, 1).

Die Entwickelung der ♂ Blüte geschieht im Schutze des über ihr Primordium helmförmig hinübergelegten Tragblattes (Fig. 461, 3). Die weitere Entwickelung wird wohl genügend von der Fig. 461, 4—10 illustriert.

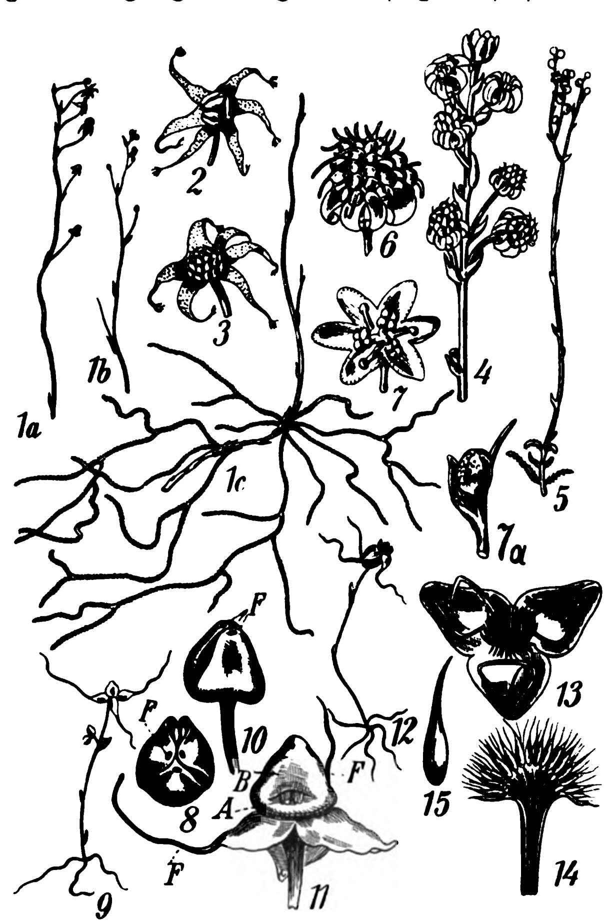


Fig. 460. 1—3 Sciaphila Schwackeana Johow, nach Johow. 1a Aufgeblühte Infloreszenz. 1b Infloreszenz im Knospenzustande. 1c Vegetationsorgane. 2 ♂ Blüte mit 3 Staubblättern. 3 ♀ Blüte mit apokarpem vielgliederigem Gynoeceum. 4—7 Seychellaria Thomassetii, nach Hemsley. 4 Teil einer Infloreszenz. 5 Ganze Pflanze in Blüte. 6 Blüte mit fast reifen Früchten. 7 Männliche Blüte mit Staubblättern und Staminodien. 7a Blütenknospe. 8—15 Triuris hyalina Miers, nach Engler und Miers. 8 ♂ Blütenknospe, von oben gesehen. 9 ♂ Pflanze. 10 ♂ Blütenknospe von der Seite gesehen, bei F die Oeffnungen der in der Knospe eingeschlagenen Anhänge. 11 ♂ Blüte geöffnet. F die Anhänge der Perianthblätter, A Anthere, B der nackte Blütenboden. 12 ♀ Pflanze. 13 ♀ Blüte, geöffnet, mit eingeschlagenen Perianthanhängen. 14 Längsschnitt durch das Gynoeceum. 15 Karpell.

Die ♀ Blüten, die ein ebenfalls sechszähliges Perianth aufweisen, bestehen aus einer großen Zahl apokarper Fruchtblätter. Der Griffel ist seitlich, ziemlich nahe der Basis des Karpells, inseriert, während er bei *Sciaphila andajensis* eine mehr apikale Lage hat. Er ist fadenförmig und übertrifft den Fruchtknoten an Länge ungefähr um das Doppelte (Fig. 461, 2). Seine Epidermis ist wie diejenige des Karpells kaum papillös. Männliche und weibliche Blüten stehen in den Achseln von Tragblättern. Ueber die ersten Entwickelungsstadien der ♀ Blüten informiert die Fig. 461, 12—14 wohl genügend.

Die Karpellanlage wächst über den Nucellus empor, wölbt sich über seinen Scheitel hinüber und wächst auf der gegen das Zentrum der

Blütenachse zu gerichteten Seite der Nucelluspapille wieder dem Blütenboden zu (Fig. 461, 13, 14). So bildet das Karpell eine geschlossene, helmförmige Hülle um den Nucellus herum. An einer Stelle bleibt aber längere Zeit eine quergestellte, spaltenförmige, dem Helmvisier vergleichbare Oeffnung, welche von Poulsen Akropyle genannt wurde, bestehen (Fig. 461, 15, 16 bei A). Sie schließt sich aber zur Zeit der Endospermbildung ganz.

Zur Bildung des Griffels verbreitert sich die wachsende Spitze des Karpells fußförmig (Fig. 462, 1). Die gegen das Zentrum der Blüte ge-

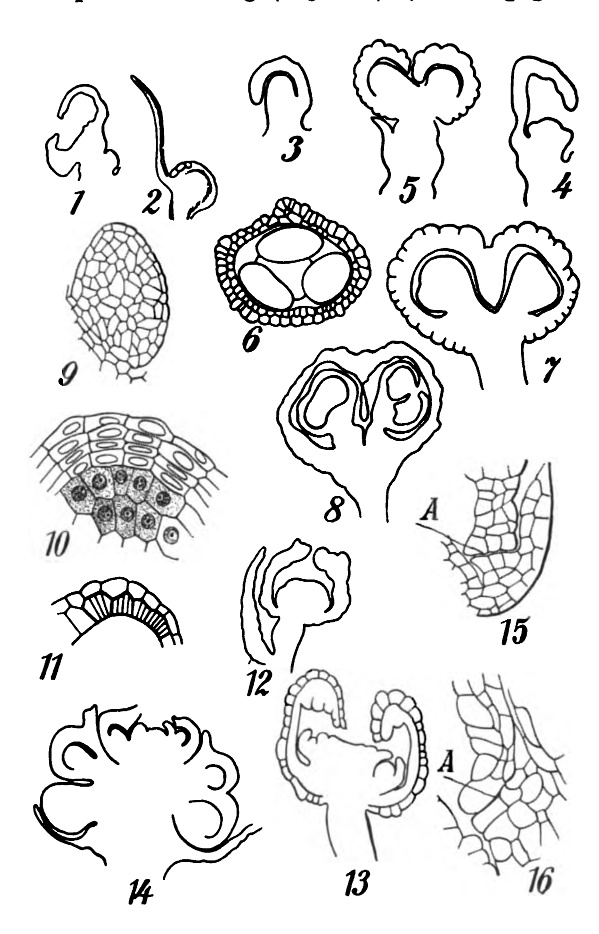


Fig. 461. *Sciaphila andajensis* Becc. aff., nach Wirz. 1 Längsschnitt durch ein Staubblatt mit zahnförmigem Gewebehöcker am Grunde. 2 Fruchtknoten mit Griffel. 3 Erste Anlage der ♂ Blüte in Form eines kegeligen Höckers. Ueber ihm das Tragblatt helmförmig gelegt. 4 Anlage des Perianths. 5 Erste Anlage der Antheren. 6 Dasselbe Stadium im Querschnitt, die 3 Antheren zeigend. 7 Aelteres Stadium, Antheren keulenförmig. 8 Längsschnitt durch eine ♂ Blüte mit reifen Staubblättern. 9 Längsschnitt durch ein junges Staubblatt vor der Differenzierung in Filament und Anthere. 10 Stück einer älteren Anthere nach Ausbildung der vierschichtigen Wand und der Pollenmutterzellen. 11 Stück der Wand einer reifen Anthere, aus Epidermis und Faserschicht bestehend. 12 Längsschnitt einer ♀ Blütenknospe vor der Bildung der Karpelle. 13 Am Rande des flach-tellerförmigen Blütenbodens entstehen die Karpelle mit den Nucellushöckern. 14 Auf der ganzen Oberfläche des nunmehr gewölbten Blütenbodens haben sich Karpelle gebildet. 15 „Akropyle" zu der Zeit, wo sich im Nucellus die axiale Tetradenreihe gebildet hat. 16 „Akropyle" zur Zeit der Endospermbildung (geschlossen). Ihr ehemaliger Verlauf ist durch die stärker ausgezogene Linie angedeutet.

richtete „Fußspitze" zieht sich mehr und mehr zu einem drehrunden, säulenförmigen Griffel aus, der sich nach und nach aufrichtet und sich über den Fruchtknoten bogenförmig hinkrümmt. Auf einem Längsschnitt des Griffels sind alle Zellen gleichgestaltet, ein Leitungsgewebe für den Pollen ist nicht ausgebildet. Ebensowenig wie Poulsen bei *Sc. nana*, konnte Wirz bei seiner Art keimende Pollenkörner auffinden und er schließt sich dann auch der Meinung Poulsens an, daß *Sciaphila* parthenogenetisch ist.

Bildung der Makrosporen und Keimung der zum Embryosack werdenden verlaufen normal. Das innere Integument tritt zur Zeit des Synapsis-

stadiums deutlich hervor (Fig. 462, 4), bald auch das äußere, das zur Zeit der Tetradenteilung sehr deutlich ist (Fig. 462, 6). Das äußere bleibt aber immer kürzer, so daß die Mikropyle vom innern gebildet wird. Das äußere Integument beteiligt sich aber an der Bildung der Samenschale. Das Ovulum ist zunächst orthotrop, wird aber schließlich anatrop (Fig. 462, 8). Die „Akropyle“ befindet sich auf der Funikularseite des Ovulums. Eiapparat und Antipoden sind normal, Verschmelzung der Polkerne findet in der Nähe der Antipoden statt; der Fusionskern bewegt sich dann aber wieder auf den Eiapparat zu.

Der ausgewachsene Embryo ist keulenförmig, sein kurzer Stiel wird von 2 Suspensorzellen gebildet, er ist klein, wenigzellig und ungegliedert.

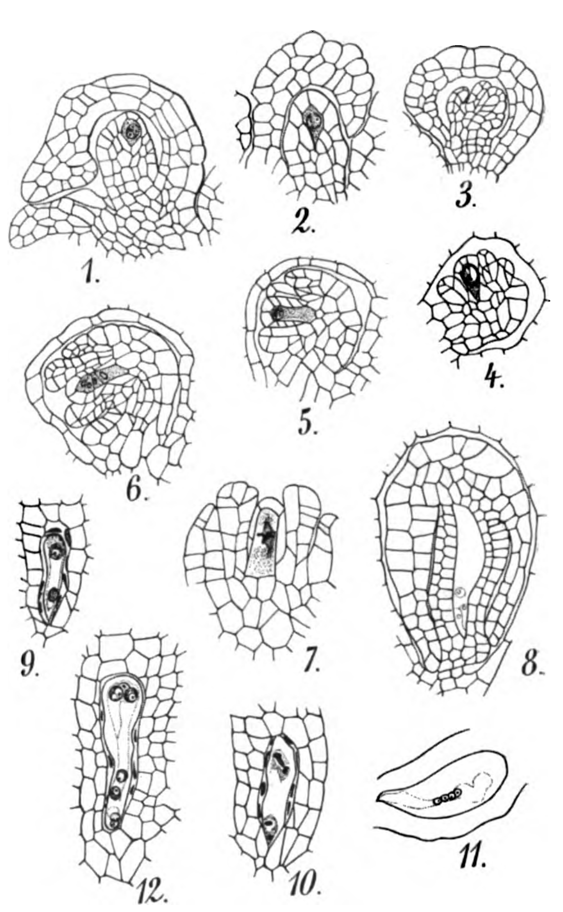


Fig. 462. Sciaphila andajensis Becc. aff., nach Wirz. 1 Das sich über den Nucellus hinüberbiegende Karpell hat sich an seiner Spitze fußförmig verbreitert. Der in der Figur nach links schauende Teil des Fußes wächst später zum Griffel aus. 2 Junges, noch aufrechtes Ovulum mit subepidermaler Archesporzelle. 3 Beginnende anatrope Krümmung des Ovulums. 4 Das Ovulum hat sich um 90° gedreht; Archesporzelle mit beginnender Synapsis. 5 Embryosackmutterzelle im Stadium der dichten Synapsis. 6 Tetradenbildung, das Ovulum nahezu anatrop. 7 Erste Teilung der Archesporzelle. 8 Uebersichtsbild einer älteren, anatropen Samenanlage. 9—12 Erste Keimungsstadien der Makrospore. 11 Ein abnormales, 4-kerniges Stadium.

Bei der Bildung der Samenschale degeneriert das innere Integument und wird vom Endosperm resorbiert, das also dann dem äußeren Integument unmittelbar anliegt. Die Samenschale wird vom äußeren Integument, und zwar hauptsächlich durch Streckung der Zellen seiner inneren Schicht, gebildet, welche jedoch nur auf der gegen den Rand des Blütenbodens gerichteten Seite der Frucht stattfindet. Auf der Funikularseite werden die Zellen des äußeren Integumentes zusammengedrückt und werden unkenntlich. Die Fruchtwand ist am Scheitel 2-, an der Basis 3-schichtig. In der innersten Schicht kommen verholzte Wandverdickungen vor. Zur Entscheidung der Frage, ob mono- oder dikotyl, bietet *Sciaphila* nicht viel Anhaltspunkte; die Teilung der Pollenmutter-

zellen ist aber eine sukzessive; nach der ersten Teilung kommt es zur Ausbildung einer Trennungswand und zur Entstehung zweier Tochterzellen, die sich unabhängig voneinander weiter teilen und die Pollenkörner liefern. Das geht also nach dem Monokotylentypus; und so ist es wohl am besten, unsere Familie der *Triuridaceen* irgendwo in der Nähe der *Alismataceen* einzureihen.

Damit sind also die *Helobiae* abgehandelt.

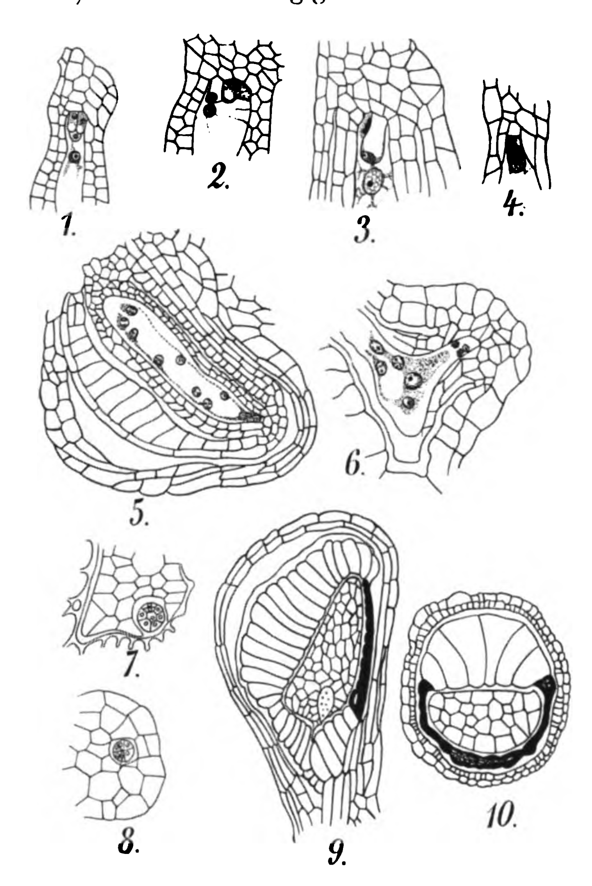


Fig. 463. Sciaphila andajensis aff., nach WIRZ. 1 Eiapparat und sekundärer Endospermkern. 2 Eiapparat aus Eizelle und einer Synergide bestehend. 3 Eizelle und Endospermkern nach Degenerierung der Synergiden, links von der Eizelle sichtbar. 4 Zygote mit 2 Kernen. 5 Embryosack mit 9 Endospermkernen, im äußeren Integument haben sich die Zellen der inneren Schicht schon stark gestreckt. 6 Antipodenende des Embryosackes zur Zeit der Endospermbildung, Reste der Antipodenzellen. 7 Querschnitt durch Embryo und Endosperm nahe der Insertionsstelle des ersteren. 8 Schnitt durch Embryo und Endosperm näher dem Scheitel des Embryos. 9 Längsschnit. 10 Querschnitt durch Frucht und Same.

Es bleiben von den Monokotylen nun noch die *Liliifloren*, die *Glumifloren*, *Gynandrae* und *Scitamineae*, welche sich alle um die *Liliifloren* gruppieren, sowie die *Enantioblastae* zu besprechen übrig. Fangen wir die Besprechung mit den *Enantioblasten* an.

Vierundzwanzigste Vorlesung.

Die Monokotylen mit Ausnahme der Spadiciflorae.

II. Die Enantioblastae.

Die *Enantioblastae* haben Blüten mit doppeltem Perianth, welches entweder in Kelch und Krone differenziert oder homogen ausgebildet ist. Auch kann das Perianth reduziert sein. Zygomorphie kommt vor. Die Stamina den Perianthblättern gleichzählig oder weniger. Fruchtknoten stets oberständig, synkarp, 3- bis 1-blätterig, seltener mehrblätterig, mit orthotropen Samenanlagen (mit Ausnahme vieler *Commelinaceae*), stets mehligem Endosperm und einem ihm seitlich anliegenden Embryo.

Wettstein hebt hervor, daß die *Enantioblastae* hauptsächlich von den *Liliifloren* durch orthotrope Samenanlagen verschieden sind (Clark wies aber nach, daß viele *Commelinaceae* anatrope Ovula haben), wozu noch zwei Merkmale treten, nämlich das konstant mehlige Endosperm und der konstant diesem seitlich anliegenden Embryo, was jedoch auch bei gewissen *Liliifloren* vorkommt. So zeigen z. B. die *Flagellariaceen* konstant einen seitlichen Embryo, während er bei den *Bromeliaceen* einmal seitlich, oft aber auch im Innern des Endosperms liegt.

Die erste Familie der *Enantioblastae*, die

Commelinaceae,

ist von den *Alismataceen*, mit denen sie zweifellos Beziehungen hat, eigentlich nur durch das synkarpe statt apokarpe Gynoeceum verschieden.

Die Blüten sind meist aktinomorph, mit 3-gliederigen Quirlen [K 3 (meist frei, bisweilen teilweise verwachsen), C 3 (meist gamopetal, bisweilen sympetal), St 3 + 3 (aber vielfach zum Teil staminodial oder ganz verschwunden), C (3) oder (2)]. Die Stamina vielfach behaart. Die Blütenstände sind cymös, meist Wickel oder Doppelwickel. Es sind einjährige oder perennierende Kräuter mit knotigen Stengeln, mit alternierenden, scheidigen Laubblättern. Blüten meistens himmelblau, rot oder weiß. Der Gefäßbündelverlauf ist der unter dem Namen *Commelinaceen*-Typus bekannte (vergl. de Bary).

Die *Commelinaceae* sind fast über die ganze Erde verbreitet, sie sind fast alle tropisch und subtropisch; in Europa fehlen sie gänzlich.

Die Familie läßt sich nach SCHÖNLAND wie folgt einteilen:

A. Früchte nicht aufspringend, selten 6 Stamina, meistens nur 3, Filamente nackt . . . . . . *Pollieae.*

B. Frucht eine Kapsel, die 2- bis 3-klappig, lokulicid aufspringt.

α) 3—2 fruchtbare Stamina, 0—4 Staminodien *Commelineae.*

β) 6 (selten 5) fruchtbare Stamina (ausgenommen *Callisia* mit 3—1 fruchtbaren Staubblättern, aber von den *Commelineen* durch das den *Tradescantieen* eigene breite Konnektiv zu unterscheiden) . . . . *Tradescantieae.*



Fig. 464. Commelinaceae, nach WETTSTEIN, Handb. d. syst. Botanik. 1 Infloreszenz von Aneilema spec. 2 Infloreszenz von Tradescantia virginica. 3 Blüte davon. 4—6 Cochliostema odoratissimum, nach MASTERS. 4 Innerer Teil der Blüte mit den Staminodien (st), der Diskusbildung (d) und den beiden flügelartigen Verlängerungen der Filamente (f). 5 Die 3 fertilen Staubblätter, die Filamente der beiden seitlichen flügelartig verlängert. 6 Junges Staubblatt. 7 Staubfadenhaar von Tradescantia virginica, nach WEISS.

Zu den *Pollieen* gehören: *Pollia, Palisota, Phaeospherion;* zu den *Commelineen: Commelina, Polyspatha, Anthericopsis, Aneilema, Cochliostema;* zu den *Tradescantieae: Bufforrestia, Forrestia, Coleotrype, Cyanotis, Streptolirion, Cartonema, Floscopa, Dochirosandra, Tinantia, Tradescantia, Callisia, Spironema, Campelia, Sauvallea, Rhoeo, Leptorhoeo, Zebrina, Wildenia.*

Obenstehende, aus WETTSTEIN entliehene Abbildung mag einen Eindruck der Familie geben.

In morphologischer Hinsicht sind die *Commelinaceen* besonders interessant, und ich möchte einiges aus der Arbeit von CLARK (Flora, 1904, p. 483 ff.) mitteilen, der sich die Frage stellte, in welcher Weise die sehr verschiedenen Wuchsformen, welche wir bei den *Commelinaceen* antreffen, wie kriechende dorsiventrale Formen (*Tradescantia fluminensis*) und radiäre aufrechte Formen, wie *Cochliostema* etc. etc., sich voneinander herleiten lassen.

Mit unfehlbarer Sicherheit, meint er, weisen die Tatsachen darauf hin, daß die radiäre Ausbildung des Sprosses die ursprüngliche Form ist.



Fig. 465. Cochliostema odoratissimum, nach CLARK.

Er unterscheidet also:

I. Radiäre Formen,

und zwar 3 Typen:

A. Rein radiär gebaute Pflanzen ohne Seitensprosse, z. B. *Cochliostema.*
B. Radiäre Hauptsprosse mit radiären Seitensprossen, z. B. *Rhoeo discolor, Tinantia fugax.*
C. Radiäre Hauptsprosse mit dorsiventralen Seitensprossen, z. B. die meisten Arten von *Cyanotis* und *Callisia*, aber auch *Tradescantia-*

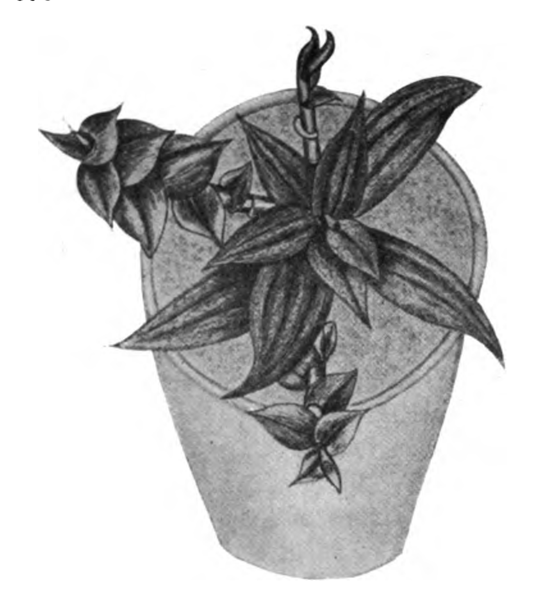


Fig. 466.

Arten und Arten anderer Gattungen. Bei einigen hierher gehörigen Arten blühen die radiären und dorsiventralen, bei anderen nur die dorsiventralen Sprosse.

Fig. 466. Cyanotis kewensis. Junge Pflanze mit radiärem Hauptsproß und dorsiventralen Seitensprossen, nach CLARK.

II. Dorsiventrale Formen.

Das sind Formen, welche gar keine radiäre Sprosse mehr bilden und vielfach kriechen, hierher z. B. *Commelina bengalensis*.

Wie entstehen nun die dorsiventralen Sprosse bei den *Commelinaceen* aus den radiären? Im allgemeinen kann das, wie GOEBEL nachwies, auf dreierlei Weise geschehen:

a) durch Aenderung der Blattinsertion,
b) durch Drehung der Internodien oder der Blattbasis,
c) von vornherein im Vegetationspunkt.

CLARK wies nun nach, daß bei den *Commelinaceen* nur der dritte Fall (c) vorkommt, d. h. die Anlage der Blätter des dorsiventralen Sprosses geschieht bereits am Vegetationspunkt in anderer Weise als beim radiären Sproß. Wenn äußere Faktoren die Stellung der Blätter nachträglich verändert hätten, müßte offenbar der



Fig. 467.

Fig. 467. Commelina bengalensis. Dorsiventral gebaute Pflanze mit hypogäischen Blüten.

Vegetationspunkt das noch verraten, er bildet aber von Anfang an die Blätter in dorsiventraler Weise. Man kann dann auch bei den *Commelinaceen* nicht durch Dekapitieren der Spitze des radiären Hauptsprosses die dorsiventralen Seitensprosse sich aufrichten und radiär werden lassen, wie das so leicht bei *Coniferen*, wie z. B. bei *Abies*, gelingt. Dennoch kann man bisweilen unter nicht ganz genau bekannten Bedingungen — z. B. scheint Blühbarkeit der Pflanze einen günstigen Einfluß zu haben — dorsiventrale Sprosse in radiäre verwandeln, während andere dorsiventrale Sprosse zu keiner Zeit in radiäre überzuführen sind. Die rein dorsiventralen Formen sind offenbar durch gänzliche Unterdrückung des radiären Hauptsprosses entstanden, gibt es doch schon bei den Gattungen *Cyanotis* und *Callisia* Formen, bei denen der radiäre Hauptsproß sehr reduziert sein kann.

In bezug auf die

Reproduktionsorgane

sei zunächst bemerkt, daß die Infloreszenzen bei den ursprünglichen Formen wohl radiär gewesen sind. Das geht schon daraus hervor, daß mit radiärer Ausbildung der vegetativen Organe häufig ein radiärer Bau der Infloreszenzen Hand in Hand geht, wie bei *Palisota, Dichorisandra, Cochliostema* u. a. Die Zahl der Partialinfloreszenzen in einer Infloreszenz ist sehr verschieden, z. B. bei *Tradescantia* und *Commelina* selten mehr als 2, bei *Palisota, Aneilema* und *Polyspatha* hingegen oft 30 bis 40. Offenbar ist eine Tendenz zur Reduktion der Zahl der Teilinfloreszenzen vorhanden, haben doch von den 26 Gattungen 22 fast stets nur eine geringe Zahl von Teilinfloreszenzen. Bei den *Tradescantia*-Arten sind 2 konstant, und sie sind so nahe zusammengerückt, daß zwischen ihnen kaum ein Internodium vorhanden ist, und infolgedessen die Tragblätter so ineinander geschachtelt, daß sie zusammen eine tassenförmige Umhüllung bilden, welche es erlaubt, eine Menge Wasser aufzufangen (vergl. Fig. 468). Interessant ist es, daß, falls ausnahmsweise bei *Tradescantia* eine dritte Partialinfloreszenz vorkommt, diese sich zu den beiden anderen immer so einstellt, daß die Anordnung der 3 fast radiär wird.

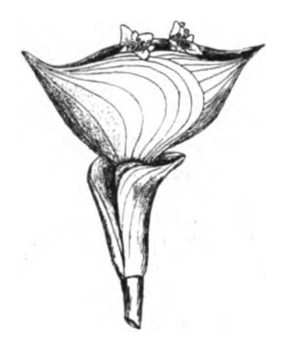


Fig. 468. Rhoeo discolor. Infloreszenz mit tassenförmiger Brakteenumhüllung, nach CLARK.

Bei *Commelina* ist meistens nur eine Partialinfloreszenz vorhanden, doch bildet z. B. *C. robusta* 6—7 Infloreszenzen und so gewissermaßen einen Uebergang zu der Gattung *Polyspatha*. Diese einzige Infloreszenz der *Commelina*-Arten verzweigt sich in dem einen oder anderen Entwickelungsstadium, ohne daß der Seitenzweig durch ein Tragblatt gestützt wird. Manchmal sind beide Aeste gleich stark entwickelt, und dann blüht meistens der obere (Haupt-)Zweig ♂, der Seitentrieb hermaphrodit. Bei einigen *Commelina*-Arten schwindet der Hauptzweig, und es blüht nur der Seitenzweig; allerlei Uebergänge werden angetroffen. Bei *Commelina* ist also nur ein Tragblatt vorhanden, es kann sich also nicht wie bei *Tradescantia* eine Schüssel aus 2 Brakteen bilden, aber es bildet sich trotzdem eine Schüssel entweder durch Einschlagen der Blattränder oder durch deren Verwachsung. Die Hülle enthält neben

viel Wasser auch reichlich Schleim, der von Drüsenhaaren abgesondert wird, welche die Innenseite der Tragblätter, sowie die Kelchblätter und vor allem den Fruchtknoten in großer Menge bedecken.

Die Infloreszenz ist wie die der *Borragineen* und *Hydrophyllaceen* dorsiventral gebaut und zeigt eine Einrollung. Solche Blütenstände sind nach GOEBEL von Wickeln abzuleiten, und CLARK stimmt auf Grund vieler entwickelungsgeschichtlicher Untersuchungen dieser Ansicht bei. Die Blüten stehen in zwei alternierenden Reihen auf der Oberseite, und die Fruchtblätter befinden sich, wenn sie zur Ausbildung kommen, auf den Flanken. Die in der Jugend ganz eingekrümmte Achse richtet sich allmählich auf, in der Weise, daß immer an der Stelle stärkster Krümmung eine entfaltete Blüte sich befindet. In dieser Stellung befindet sie sich zugleich in der Richtung der Hauptachse der Infloreszenz, aber gleich nach der Befruchtung biegt sie aus dieser Stellung in eine zu ihrer ursprünglichen Lage entgegengesetzte um. Bei *C. bengalensis* ist die Infloreszenzachse so gekrümmt, daß die Blütenknospen in den innerhalb der Brakteen befindlichen Schleim eintauchen, die befruchtungsfähigen Blüten ragen gerade aus diesem Schleim hervor, biegen dann aber über, so daß die jungen Früchte wieder in den Schleim, aber jetzt auf der anderen Seite der Achse, eintauchen.

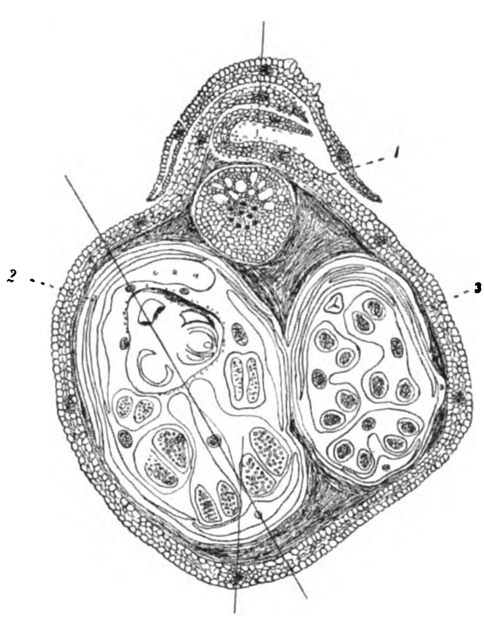


Fig. 469. Commelina bengalensis, nach CLARK. Querschnitt der Infloreszenz. Diese zeigt in Schleimmassen eingeschlossen bei 1 den Querschnitt des Blütenstiels, bei 2 die exzentrische Lage des Fruchtknotens, bei 3 die drei Staubblätter einer an der Spitze getroffenen Blüte.

Die Blüten

der primitiven *Commelinaceae* bestehen, wie die der meisten Monokotylen, aus fünf 3-zähligen Kreisen in radiärer Anordnung, so die meisten Arten der Gattungen *Pollia*, *Forrestia*, *Tradescantia*, *Cyanotis* etc. Bei anderen sind die 3 Staubblätter, die nach der Außenseite der im Zickzack angelegten Infloreszenz gewendet sind, wie wir später sehen werden, reduziert. Bei *Tinantia fugax* z. B.

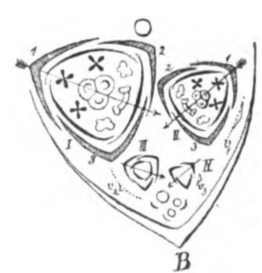


Fig. 470. Diagramm einer Infloreszenz von Commelina coelestis, nach EICHLER. Die Pfeile geben die Symmetrieebenen der Blüten an; sie kehren alle dieselbe Seite nach außen, und zwar die, an der die unfruchtbaren (durch Kreuze bezeichneten) Stamina stehen.

sind bei diesen 3 Staubblättern die Pollensäcke nur schlecht ausgebildet und die Filamente behaart, während sie bei den normal fertilen Staub-

blättern kahl sind. Bei *Commelina* können sogar 3 Stamina ganz steril werden, an diesen Staminodien finden sich aber 4 hochgelbe, flügelartige Auswüchse, welche, mit den blauen oder violetten Blumenblättern kontrastierend, die Auffälligkeit der Blüte sehr erhöhen.

Aus den Untersuchungen SCHUMANNS geht hervor, daß die Reihenfolge des Erscheinens der verschiedenen Glieder der Blüte in deren Entwickelung nicht konstant ist, und zwar finden wir die größten Unregelmäßigkeiten im Androeceum.

Zumal in der definitiven Ausbildung ist das Androeceum bei verschiedenen *Commelinaceen* sehr verschieden. Nicht nur, daß 3 Stamina und 3 Staminodien vorhanden sind, es sind auch die Stamina selbst ungleichartig ausgebildet. Das mittlere, dem unpaaren Kronblatt (das oft stark reduziert ist) vorgelagerte, dem inneren Kreise angehörige Staubblatt ist gewöhnlich äußerlich schon durch auffallende Größe ausgezeichnet und ist offenbar abnorm ausgebildet. Diejenigen Glieder des

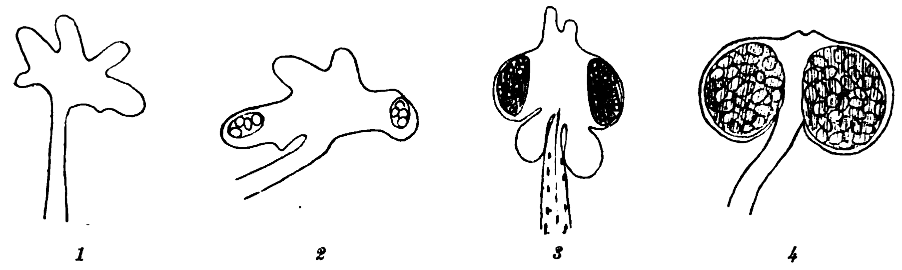


Fig. 471. Commelina graminiflora, nach CLARK. 1—3 Entwickelungsstadien eines Staminodiums. 4 Stamen.

Androeceums, welche sich zu Staminodien ausbilden, bleiben sehr frühzeitig im Wachstum zurück. Von den 3 anderen sehen wir fast zu gleicher Zeit das mittlere im Wachstum gefördert. Bei den Staminodien treten bald vier Auswüchse am Konnektiv auf (vergl. Fig. 471, 1—3), welche sich allmählich vergrößern, während die Pollensäckchen in der Ausbildung zurückbleiben. Die Staminodien sind schließlich mehr oder weniger H-förmig ausgebildet (vergl. Fig. 472, 1, 2).

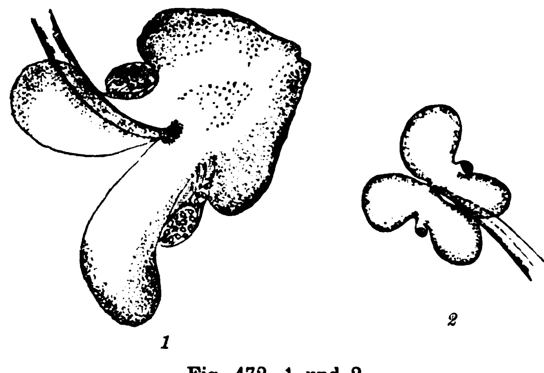


Fig. 472, 1 und 2.

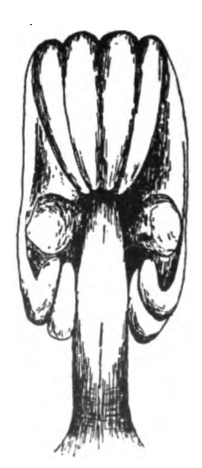


Fig. 473.

Fig. 472. Staminodien, nach CLARK. 1 Commelina coelestis. 2 C. Seelowiana.

Fig. 473. Commelina obliqua, nach CLARK. Mittleres abnormales Staubblatt mit eingerollten Pollensäcken.

Das abnorme mittlere Staubblatt der *Commelina*-Blüten wird nicht nur schon früh sehr gefördert, sondern ist auch in manchen Fällen in erwachsenem Zustande von den anderen recht verschieden. Der Unterschied liegt vorwiegend in der ungewöhnlich starken Entwickelung der Pollensäcke, welche z. B. bei *C. obliqua*, wie Fig. 473 zeigt, eingerollt sind.

In noch viel höherem Grade ist das der Fall bei

Cochliostema,

einer Gattung mit so abweichender Blütenstruktur, daß man sie lange nicht als *Commelinacee* erkannt hat. Wie sehr sie schon auf den ersten Blick abweicht, mag folgende Nebeneinanderstellung einiger *Commelinaceen*-Blüten zeigen.

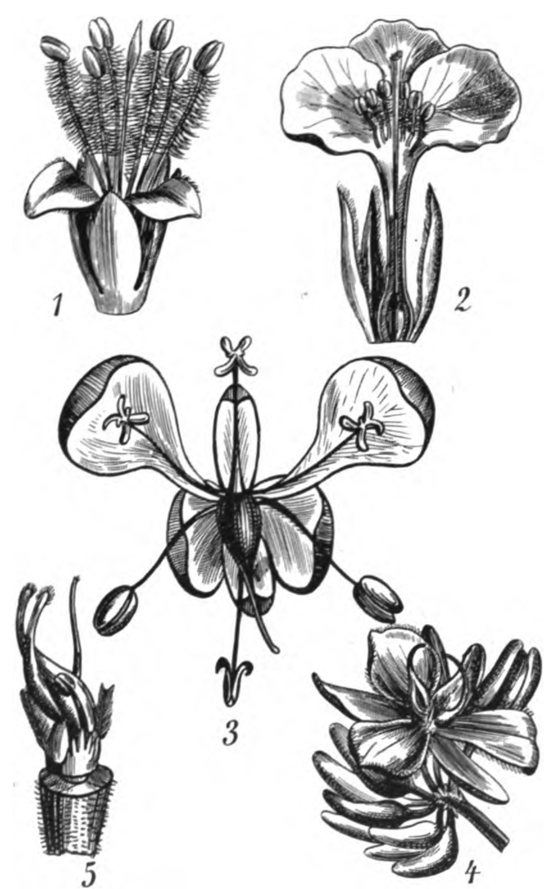


Fig. 474. Commelinaceen-Blüten. 1, 2 Radiär symmetrische Blüten mit beiden Staminalkreisen fertil. 1 Cyanotis nodiflora KUNTH, nach SCHÖNLAND. 2 Coleotrype natalensis G. B. CLARKE, nach SCHÖNLAND. 3 Blüte von Commelina benghalensis. Von den 3 Petalis ist das in der Figur nach unten gekehrte reduziert; ihm gegenüber steht das mittlere Stamen mit eingerollten Pollensäcken (vergl. auch Fig. 473), darüber der Griffel, seitlich die beiden sonstigen fertilen Stamina, hinten die 3 Staminodien. 4 Cochliostema odoratissimum LEMAIRE, nach WITTMACK. 5 Androeceum derselben.

Zu dieser Gattung gehört nur eine Art, *C. odoratissimum* LEMAIRE aus Ecuador mit lanzettlichen bis 1 m langen Blättern und prachtvoll purpurroter Blütenrispe. Die Pflanze lebt epiphytisch und zeigt deutlich, daß ein inniger Zusammenhang besteht zwischen Blattgröße und Länge des Internodiums. Je gestauchter letzteres, um so größer sind die Blätter.

Betrachten wir nun die Blüte, so zeigt sich, daß Kelch und Krone nur wenig Bemerkenswertes bieten. Vom Androeceum sieht man zunächst nichts, da es scheint, als fände sich im Zentrum der Blüte ein Fruchtknoten mit 2 Griffeln. Sehen wir einmal, wie es mit dem Androeceum steht. Schon in sehr frühen Stadien der Entwickelung läßt sich im Androeceum eine deutliche Differenzierung erkennen. Von den 6 Anlagen der Glieder bleiben 3 in der Entwickelung ganz zurück

und bilden die 3 Staminodien, die 3 anderen werden Stamina und entwickeln gewundene Pollensäcke wie das mittlere Staubblatt von *Commelina obliqua*, aber in viel höherem Grade, daher der Name *Cochliostema:* mit schneckenhausartig gewundenen Antheren.

Die mächtige Ausbildung dieser Stamina hat eine Verschiebung des Fruchtknotens in der Richtung gegen das mittlere Staminodium zur Folge, welches frühzeitig gehemmt und schließlich ganz unterdrückt wird.

Das mittlere Staubblatt bleibt als ein rundes Filament mit wagerecht gewundenen Antheren bestehen, die beiden seitlichen Stamina aber krümmen ihre Filamente nach dem mittleren Staubblatt ein, wodurch die Antheren vertikal gewunden erscheinen. An den Biegungsstellen der Filamente dieser seitlichen Stamina entstehen nun haarartige Zellreihen, welche seitlich verwachsen und so zu einer häutigen Scheide werden, welche, wie anfänglich erwähnt, einen zweigriffeligen Fruchtknoten vortäuschen. Obenstehende Figuren verschiedener Entwickelungsstadien dieser Gebilde machen dies wohl klar.

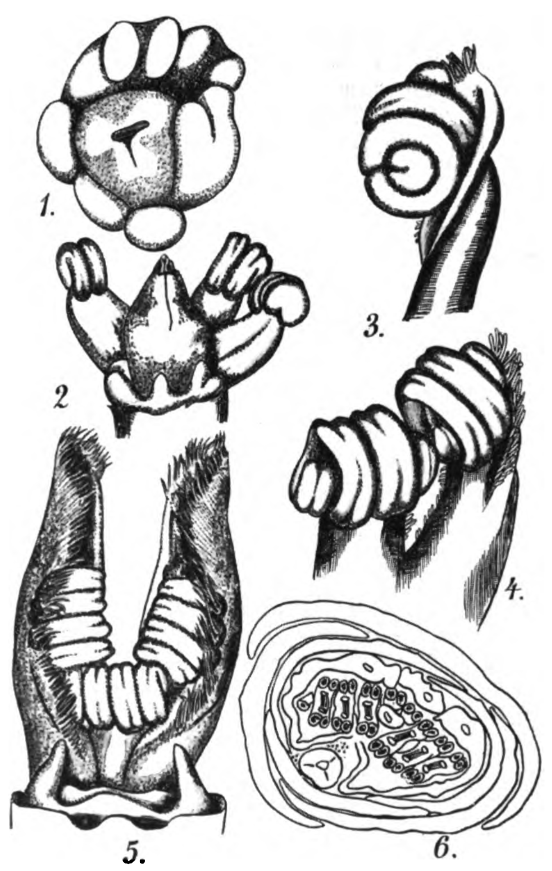


Fig. 475. Cochliostema, nach CLARK. 1 Anlage von Fruchtknoten, Staminodien (unten links) und Stamina. 2 Aelteres Stadium, die Stamina viel schneller gewachsen als die Staminodien. 3 Seitliches Staubblatt, von der Seite gesehen, welche dem mittleren Staubblatt zugekehrt ist. 4 Mittleres und ein seitliches Staubblatt, von vorne gesehen. 5 Androeceum einer fast erwachsenen Blüte, vorne 3 Staminodien, von denen das mittlere sehr rudimentär, hinten die 3 Antheren, von denen die beiden seitlichen von einer Hülle umgeben sind. 6 Querschnitt einer Blütenknospe, die exzentrische Lage des Fruchtknotens zeigend.

Die bis jetzt besprochenen *Commelinaceen*-Blüten hatten sämtliche Glieder, sei es, wie bei den radiären, unverändert, sei es, daß die Blüte zygomorph wurde, durch Umbildung eines Teiles der Stamina in Staminodien etc.

Es gibt aber auch den sogenannten *Aneilema*-Typus, bei dem nur der äußere, episepale Staminalkreis völlig entwickelt, der epipetale aber zu Staminodien reduziert, oder wo, wie bei *Callisia,* der innere Staminalkreis ganz unterdrückt ist. Offenbar kann eine solche Unterdrückung durch Nahrungsmangel verursacht werden, wie bei *Palisota,* die am

Grunde ihrer reichen Infloreszenz Blüten mit 6 Staubblättern ausbildet, während die Blüten an der Spitze öfters nur 3 haben.

Die Blüten öffnen sich im Gewächshause sehr früh, nach KERNER bei *Tradescantia virginica* zwischen 5 und 6 Uhr, und schließen sich wieder gegen 4 Uhr nachmittags. *C. cristata* öffnet nach CLARK ihre Blüten im Monat Januar zwischen 5 und 6 Uhr morgens, also wenigstens 2 Stunden vor der Dämmerung. Die Dauer der Blüten beträgt bei den meisten *Commelinaceen* nur einen Tag.

Kleistogame Blüten

kommen bei *Commelina bengalensis* vor, aber nicht, wie die in ENGLER und PRANTL reproduzierte Abbildung von WIGHT zeigt, an den Wurzeln, sondern an ganz kurzen Seitenzweigen der unterirdischen Sproßachsen (vergl. Fig. 467).

Der näheren Untersuchung wert ist die Beobachtung CLARKS, daß nicht, wie allgemein angegeben, alle *Commelinaceen*

orthotrope Ovula

haben. Das gilt nach ihm nur für die Gattung *Tradescantia;* bei allen übrigen *Commelinaceen*-Gattungen ist der orthotrope Zustand lediglich ein Ausnahmefall. So kann man z. B. die Ovula von *Tinantia fugax* (siehe unten) kaum orthotrop nennen.

Und bei ähnlichen Schnitten von *Cochliostema* und *Pollia* tritt die anatrope Natur der Ovula klar zutage.

Fig. 476. Tinantia fugax. Querschnitt des Fruchtknotens nach CLARK.

Eine Eigentümlichkeit der *Commelinaceen*-Ovula, welche stets anzutreffen ist, ist der Umstand, daß an ihnen eine Einschnürung zu beobachten ist (vergl. Fig. 476), die den kleineren Teil des Nucellus, welcher den Embryosack enthält, von dem unteren größeren trennt. Die Einschnürung wird hervorgerufen durch einen ringförmigen Auswuchs des äußeren Integuments. Sie wurde am fertigen *Commelinaceen*-Samen schon von SOLMS-LAUBACH und GRAVIS beschrieben.

Unter den *Commelinaceen* hat die primitivste Gruppe, die der *Pollieae*, eine Beerenfrucht, die anderen Gruppen eine dünnwandige lokulicide Kapsel; letztere ist nach CLARK vermutlich aus ersterer entstanden.

Die kleine Familie der

Mayacaceae

enthält nur eine Gattung, *Mayaca,* mit 7 Arten, von denen 5 Südamerika, eine Art, *M. Michauxii,* das atlantische Nordamerika und eine Afrika

bewohnen. Ihre systematische Stellung ist sehr unsicher, man hat sie mit den *Hydrocharitaceae-Hydrilleae* verglichen, aber BAILLON meint, daß sie damit nur vegetative Merkmale gemein haben, jedenfalls ist das Ovar der *Mayacaceae* oberständig, das der *Hydrocharitaceae* unterständig, und auch ENGLER sagt, daß er vorläufig keine innigere natürliche Verwandtschaft zu dieser Familie annehmen kann. BAILLON hat wohl Recht, wenn er die existierenden Aehnlichkeiten auf ähnliche Standortverhältnisse zurückführt. Mit den *Xyridaceen*, mit denen man sie auch verglichen hat, haben sie nach BAILLON nur die orthotropen Ovula gemein.

In ihrem Perianth gleichen sie den *Commelinaceen*, aber ihre Stamina, ihre parietale Placentation und ihre Vegetationsorgane sind sehr eigentümlich, so daß ihre systematische Stellung sehr fraglich bleibt.

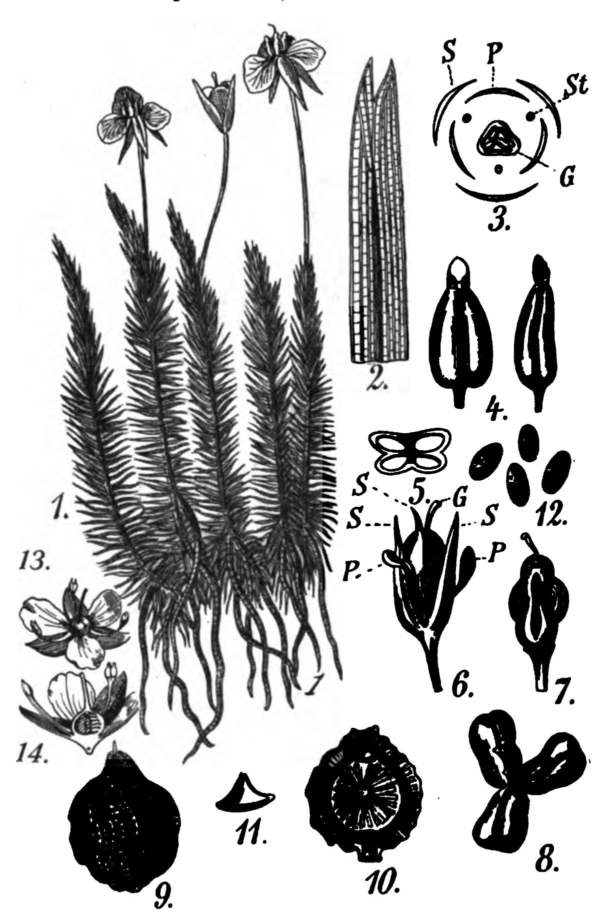


Fig. 477. Mayaca. 1—12 M. Sellowiana KUNTH, nach SEUBERT. 1 Habitus. 2 Blatt. 3 Blütendiagramm. S Sepala, P Petala, St Stamina, G Fruchtknoten. 4 Antheren von vorn und von der Seite. 5 Querschnitt durch die Anthere. 6 Frucht, von den vertrockneten Sepalis und Petalis umgeben. G Griffel. 7 Frucht aufspringend. 8 Geöffnete Frucht, die 3 Klappen mit den Placenten zeigend (Samen abgefallen). 9 Same. 10 Längsschnitt durch den Samen, oben der Embryo. 11 Embryo. 12 Pollen. 13, 14 M. fluviatilis, nach BAILLON. 13 Blüte. 14 Selbige halbiert.

Es sind niedrige Kräuter, im Habitus oft mit aquatischen Moosen verglichen, deren dünne verzweigte Stengel vom Schlamm aufsteigen oder im Wasser fluten. Sie haben Adventivwurzeln und alternierende, zahlreiche, linear-fadenförmige, in gedrängter Spirale stehende Blätter.

Die kleinen zarten Blüten stehen einzeln in den Achseln gewisser Blätter oder bilden einen kleinen köpfchenartigen Cymus. An der Basis des dünnen Blütenstieles findet sich eine membranöse durchsichtige Braktee, größer als die beiden lateralen Bracteolae, aber von gleicher Konsistenz.

Die Blüten sind regelmäßig hermaphrodit mit konvexem Receptaculum und 3-gliederigen Quirlen. Die Sepala sind frei, subvalvat, eines nach vorne gerichtet. Die Petala sind größer und zarter, alternisepal.

Das Androeceum besteht aus 3 alternipetalen hypogynen Staubblättern, mit basifixen bilokulären Antheren, welche den Pollen oft aus einem kurzen terminalen Schlauch austreten lassen. Das oberständige Ovar hat einen dünnen Griffel mit einfacher oder dreizähliger Narbe. Im Ovar 3 parietale, oppositipetale Placenten mit orthotropen Ovulis. Die Kapsel öffnet sich in 3 Klappen. Das Endosperm ist fleischig, mehr oder weniger mehlig, der Embryo liegt an der Seite der Mikropyle.

Die

Xyridaceae

haben zwitterige Blüten. Die Krone ist aktinomorph, 3-blätterig und mit einer langen Röhre versehen. Es sind 3 fertile Stamina vorhanden und vielfach 3 Staminodien. Der Fruchtknoten ist einfächerig oder unvollkommen dreifächerig, mit 3 wandständigen oder vom Grunde aus frei aufsteigenden oder zu einem Mittelsäulchen verbundenen Placenten. Der Griffel ist lang, meistens dreinarbig, bisweilen aber einfach. Insoweit bietet die Blüte nichts Besonderes. Das Eigentümliche ist die Zygomorphie des Kelches, bei *Abolboa* dadurch verursacht, daß das vordere Kelchblatt fehlt, bei *Xyris* hingegen dadurch, daß das vordere Kelchblatt sehr groß, fast blumenblattartig ist und die Blumenkrone einhüllt.

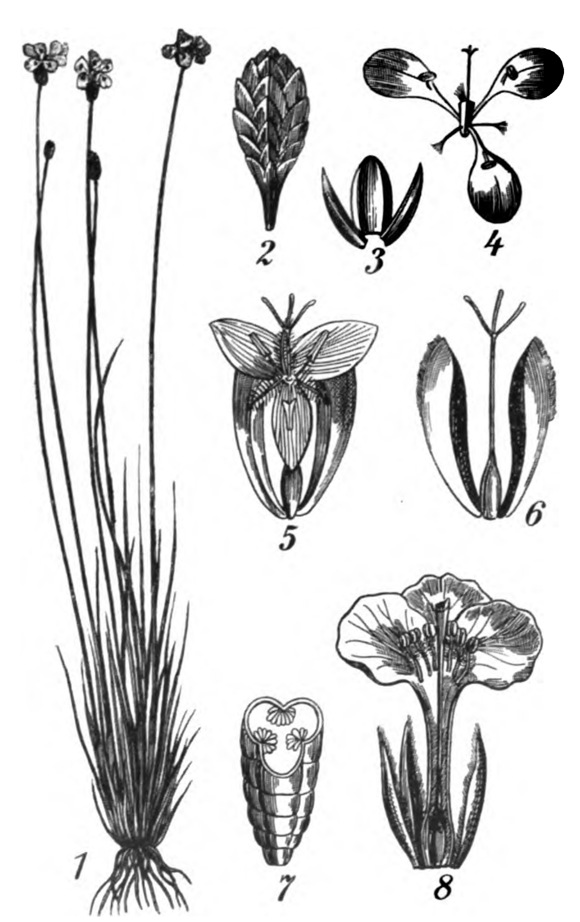


Fig. 478. Xyris. 1—4 Xyris operculata, nach TURPIN. 1 Habitus. 2 Köpfchen. 3 Kelchblätter. 4 Blüte ohne Kelch mit 3 Petalis, 3 Staubblättern, 3 Staminodien und dreischenkeliger Narbe. 5—7 X. lacerata POHL, nach SEUBERT. 5 Blüte. 6 Die beiden seitlichen Kelchblätter mit dem Pistill. 7 Frucht im Querschnitt. 8 Blüte der Commelinaceengattung Coleotrype.

Die Blätter der *Xyridaceen* sind grasartig, die Laubblätter alle grundständig. Die Blütenschäfte sind bei *Xyris* nackt, bei *Abolboa* ebenfalls oder mit zerstreuten Paaren scheidiger Hochblätter besetzt. Die Blüten stehen in Aehren oder Köpfchen. Die Gattung *Xyris* kommt in den wärmeren Teilen von Asien, Amerika und Australien vor, *Abolboa* ist auf das tropische Amerika beschränkt.

Die Blüte ließe sich sehr gut von einer wie die von *Coleotrype* unter den *Commelinaceen* ableiten. und die *Xyridaceen* sind vielleicht auch von *Commelinaceen* herzuleiten.

Die

Eriocaulaceae

sind krautige Pflanzen mit meistens grasähnlichen, grundständigen oder am Stengel alternierend stehenden Blättern. Viele sind Sumpf- oder Wassergewächse, es gibt aber auch manche Art, welche auf trockenem Boden wächst. Mit Ausnahme von *Tonina* haben die *Eriocaulaceae* köpfchenartige Infloreszenzen, welche den Ausdruck WETTSTEINS, die *Eriocaulaceae* seien die Kompositen unter den Monokotylen, berechtigen, ja so wie bei diesen kommt sogar ein aus sterilen Blättern bestehendes Involucrum vor.

Die Blüten sind sehr klein, eingeschlechtlich, 2- bis 3-zählig, aktinomorph oder zygomorph. Das Perianth ist doppelt, trockenhäutig, wenig auffallend, bisweilen einfach, selten ganz fehlend. Die ♂ Blüten haben 6—2 Stamina und ein 2- bis 3-zähliges Rudiment des Fruchtknotens. Weibliche Blüten mit 2- bis 3-fächerigem, oberständigem Fruchtknoten, jedes Fach mit einem bitegminären Ovulum. Griffelschenkel fädig, dorsal an den Fächern, oder kommissural (über den Scheidewänden) und dann oberhalb der Fächer eigentümliche dorsale Anhängsel vorhanden. Kapselfrüchte. Die kurzgestellten oder stiellosen Blüten stehen auf dem meist behaarten Blütenboden, meist in der Achsel vor Brakteen. Von den stets eingeschlechtlichen Blüten stehen entweder die ♂ außen, die ♀ innen im Köpfchen oder umgekehrt. Da die Köpfchen von außen aufblühen, sind

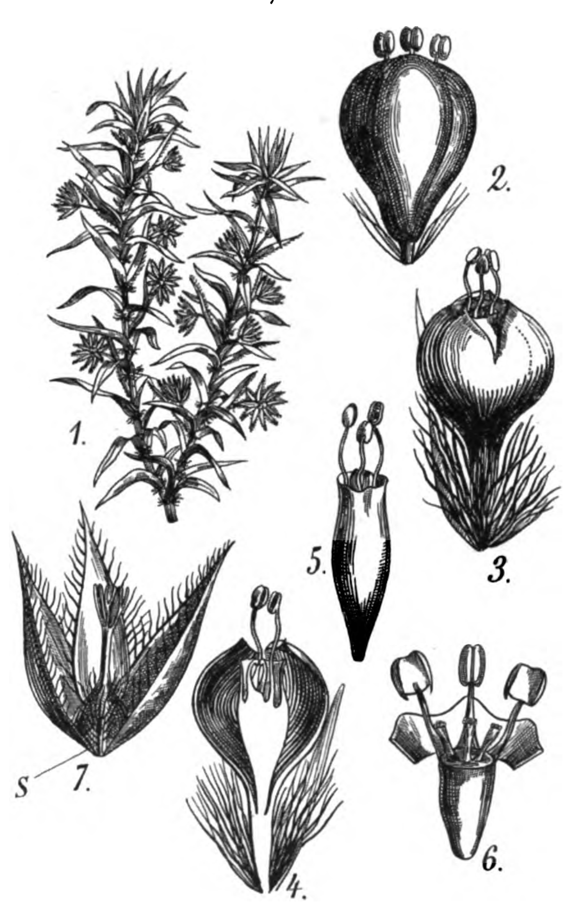


Fig. 479. Tonina fluviatilis AUBL., nach HIERONYMUS und BAILLON. 1 Habitus, die ausgebreiteten Involucra zeigend. 2—6 ♂ Blüte. 2 Nur der äußere Perianthkreis sichtbar. 3 Der innere Perianthkreis oben sichtbar. 4 Im Längsschnitt beide Perianthkreise zeigend. 5 Nach Entfernung des äußeren Perianths. 6 Nach Entfernung des äußeren Perianthkreises und nach Aufschlitzen des inneren Perianthkreises. 7 Weibliche Blüte. S Ein Blatt des inneren Perianthkreises.

sie also protandrisch oder proterogyn, je nach der Anordnungsweise der ♂ und ♀ Blüten. Mit Ausnahme von *Eriocaulon compressum* sind alle monöcisch, oft aber mit wenigen Blüten des anderen Geschlechtes.

Eine Ausnahme in der Blütenanordnung bildet *Tonina fluviatilis* (Fig. 479), die einzige Art dieser Gattung, bei welcher nur eine ♂ und eine ♀ Blüte paarweise nebeneinander stehen, das Involucrum des auf diese 2 Blüten reduzierten Köpfchens steht blumenblattartig ab.

Es ist ein in Wasser flutendes Gewächs des tropischen Amerika mit einem verlängerten Stengel mit *Commelinaceen*-artiger Beblätterung und Blüten, welche sich sehr gut von *Coleotrype* unter den *Commelinaceen* ableiten lassen unter der Annahme, daß die Blüten unisexuell geworden sind. Die Blüten von *Tonina* sind 3-zählig, die Kronenblätter klein, die Kelchblätter groß wie bei den *Xyridaceen*, die Krone einhüllend. Während bei *Xyris* aber diese Einhüllung nur von einem Kelchblatt besorgt wird, indem die beiden seitlichen klein geworden sind, der Kelch demnach zygomorph ist, ist er hier aktinomorph. Die Uebereinstimmung, welche in mancher Hinsicht zwischen *Xyris* und *Eriocaulaceen* besteht, läßt sich recht gut erklären, wenn unsere Annahme einer gemeinsamen Abstammung beider Familien von den *Commelinaceen* richtig ist. Auch die *Eriocaulon*-Blüte läßt sich sehr gut von einer *Commelinaceen*-Blüte ableiten, diejenigen mit 6 Staubblättern z. B. von *Cyanotis*-Blüten; die mit 3 Staubblättern können dann aus ersteren hervorgegangen sein.

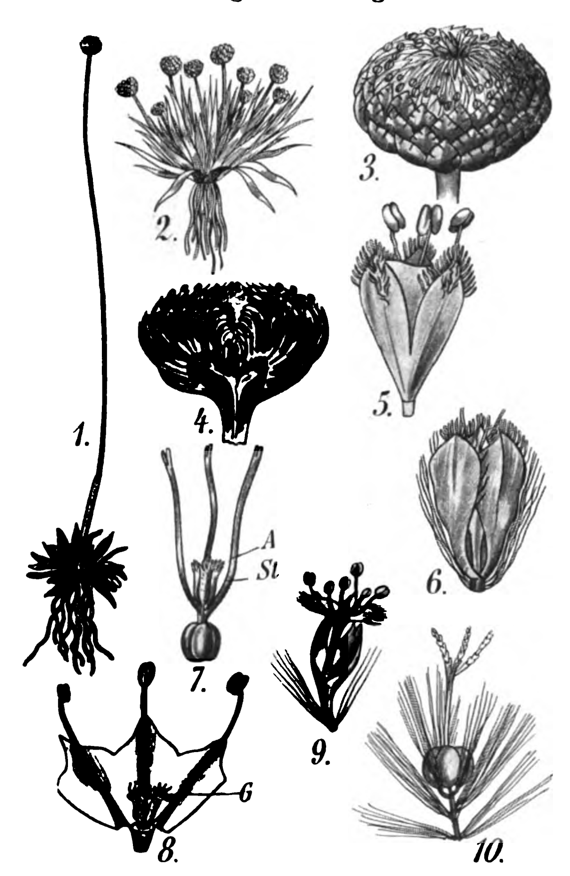


Fig. 480. Eriocaulaceae. 1 Eriocaulon gibbosum, nach Körnicke. 2 Eriocaulon pygmaeum Körn., nach Körnicke. 3, 4 Eriocaulon Kunthii, nach Wettstein. 3 Ganzes Köpfchen. 4 Selbiges der Länge nach halbiert. 5—8 Paepalanthus Regelianus, nach Körnicke. 5 ♂ Blüte. 6 ♀ Blüte. 7 Gynoeceum. St die Narben, A Anhängsel der Narben. 8 ♂ Blüte geöffnet, mit Rudiment des Gynoeceums (G). 9 Eriocaulon griseum, nach Körnicke, zygomorphe ♂ Blüte. 10 ♀ Blüte derselben Art.

Die bei *Eriocaulon* vielfach auftretende Zygomorphie (Fig. 480, 9) ist selbstverständlich abgeleitet.

Eriocaulon ist eine über 100 Arten zählende Gattung, welche über die Tropen und Subtropen aller Weltteile verbreitet ist. In Irland und auf der Insel Skye kommt *Eriocaulon septangulare* With. vor, welches

wohl aus Nordamerika nach Europa gekommen ist. Folgende Gattungen gehören zu den *Eriocaulaceae: Eriocaulon, Mesanthium, Paepalanthus, Lachnocaulon, Philodice* und *Tonina*.

Ueber die Anatomie der Familie haben VAN TIEGHEM, POULSEN und HOLM geschrieben. In seinem Aufsatze: Structure de la racine et disposition des radicelles dans les Centrolepidées, Eriocaulées, Joncées, Mayacacées et Xyridiacées (Journ. d. Bot., I, 1887, p. 305) kommt VAN TIEGHEM zu der Auffassung, daß bei ihnen das Perizykel dieselben Eigentümlichkeiten zeigt wie das der *Gramineae* und *Cyperaceae*, in welcher Hinsicht sie von allen anderen Monokotylenfamilien verschieden sein sollen, aber HOLM (Eriocaulon decangulare L., an anatomical Study) zeigte, daß dies nicht zutrifft, daß die Kontinuität oder die Diskontinuität des Perizykels in bezug auf die Protoxylemelemente, worauf sich VAN TIEGHEM verläßt, nicht einmal bei einer und derselben Art konstant ist. So kann sogar bei einem und demselben Individuum von *Carex hispidula* das Perizykel entweder von allen oder nur von einem Teil der Protoxylemelemente unterbrochen sein, während das Perizykel ebenfalls bei einem und demselben Individuum von *Carex firma* und *Carex supina* zusammenhängend oder durch die Mehrzahl der Protoxylemelemente unterbrochen sein kann. In seiner Kopenhagener Dissertation: „Anatomiske Studier over Eriocaulaceerne“ beschreibt POULSEN 1888 die Anatomie von 15 Arten, zu 9 Gattungen, vorwiegend zu *Paepalanthus* gehörig, und legt zumal Wert auf das Vorkommen von Kollenchym, daß nach ihm bei den Monokotylen selten ist. HOLM gibt zu, daß Kollenchym charakteristisch für die *Eriocaulaceae* ist, betont aber, daß es bei den anderen Monokotylen nicht so selten ist, wie P. zu meinen scheint. So ist es bei den *Gramineen* allgemein und gut entwickelt in den Stengelknoten, sowie bei manchen Gattungen in den Pulvinis an der Basis der lateralen Zweige in paniculaten Infloreszenzen. Bei den *Cyperaceen* findet man Kollenchym bei gewissen Arten von *Cyperus* und *Scirpus*, und noch mehr entwickelt ist es bei *Commelinaceen, Smilaceen* und *Dioscoraceen*.

Charakteristisch für die *Eriocaulaceae* ist aber der Umstand, daß das Kollenchym in Form deutlicher Rippen am Stengel vorkommt, das Stereom in den Blättern ersetzt und eine geschlossene Scheide um die Mestombündel bildet.

Ganz kennzeichnend für die Familie ist das behaarte Rhizom, welches außerhalb der Familie sehr selten ist, indem Haare auf unterirdischen Stengeln nur bei *Corallorhiza, Scheuchzeria* und *Mercurialis* gefunden wurden.

Sonst ist die anatomische Struktur der *Eriocaulaceae* nicht so sehr verschieden von der der *Gramineae, Cyperaccae* und *Juncaceae*.

Die Blütenentwickelung und Embryologie

wurde von SMITH (Bot. Gaz., Vol. 49, p. 281 ff.) an *Eriocaulon septangulare* untersucht.

In den Köpfchen stehen die ♂ und ♀ Blüten bisweilen gemischt, meistens aber in Gruppen von 10—30 und alle Blüten einer Gruppe ungefähr im selben Entwickelungsstadium. Während einer Vegetationsperiode gibt es meistens 3 sukzessive Gruppen einer jeden Blütenart. Die Blüten haben 2 Sepala, 2 Petala und die ♂ 4 Stamina und 2 rudimentäre Karpelle, die Stamina stehen in einem Kreise, und die Blüten sind also tetrazyklisch. Dreigliedrige Blütenkreise wurden bei und in

Lake Joseph, Ontario, nicht gefunden, trotzdem solche allgemein in der Literatur angegeben werden. Ob es sich hier um eine Lokalrasse handelt, läßt SMITH dahingestellt. Die Stamina haben 4 enge Sporangia, welche vor der Dehiszenz paarig verschmelzen. Die Pollenmutterzellen eines jeden Sporangiums liegen in einer Längsreihe, ganz von Tapetum eingehüllt. Manche Stamina reifen ihren Pollen nicht. Der reife Pollen

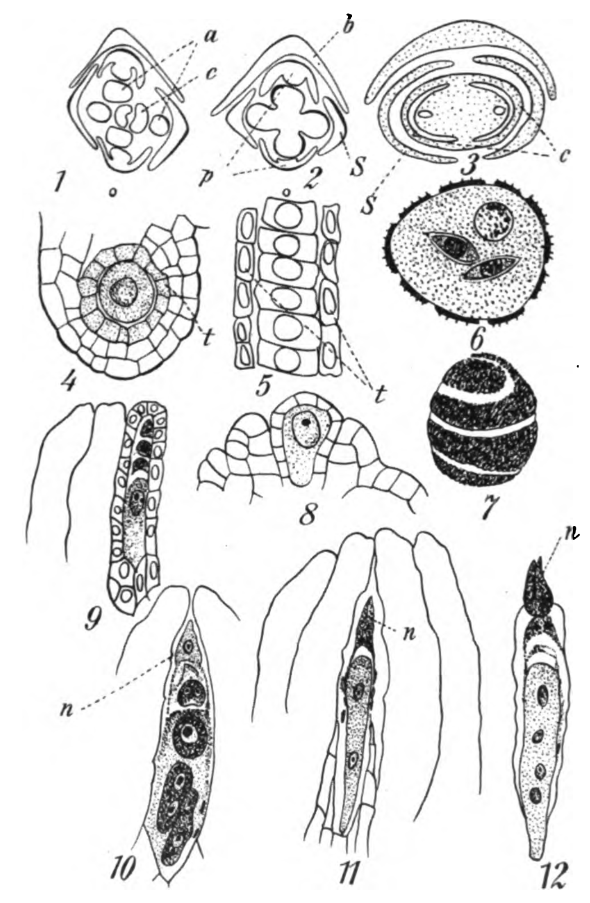


Fig. 481. Eriocaulon sexangulare, nach SMITH. b Braktee, S Sepala, P Petala, a Stamina, c Karpell, t Tapetum, n Nucellusspitze. 1 Querschnitt einer ♂ Blüte. 2 Querschnitt derselben Blüte in der Höhe der Ansatzstelle der Stamina. 3 Querschnitt der ♀ Blüte. 4 Querschnitt eines Mikrosporangiums im Pollenmutterzellenstadium. 5 Teil eines Längsschnittes im selben Stadium. 6 Schnitt durch ein reifes Pollenkorn. 7 Oberflächenansicht eines reifen Pollenkorns. 8 Längsschnitt eines Ovulums mit Archespor. 9 Reihe von 4 Makrosporen. 10 Keimende Makrosporen. 11, 12 Keimung des Embryosackes.

hat einen großen vegetativen Kern und 2 ♂ Zellen. Die Exine ist spiralig verdickt (Fig. 481, 7).

Das Archespor teilt sich, ohne eine parietale Zelle abzuschneiden, in 4 Makrosporen (Fig. 481, 9), von denen die innere zum Embryosack wird, die anderen können aber auch keimen, tun das sogar sehr oft, kommen aber nie zur vollen Entwickelung. Die Entwickelung des Embryos ist völlig normal, der obere Polkern begegnet dem unteren in

der Nähe der Antipoden (Fig. 482, 14). Die Verschmelzung findet statt vor der Bestäubung, Teilung des Endospermkerns aber nicht, bevor die Verschmelzung mit dem 2. Spermakern stattgefunden hat. Die Endospermbildung beginnt mit freier Kernteilung. Wenn etwa 64 parietale Kerne vorhanden sind, fängt die Wandbildung an, etwa in der Weise wie bei den *Coniferen* durch Alveolenbildung (Fig. 482, 17), diese teilen

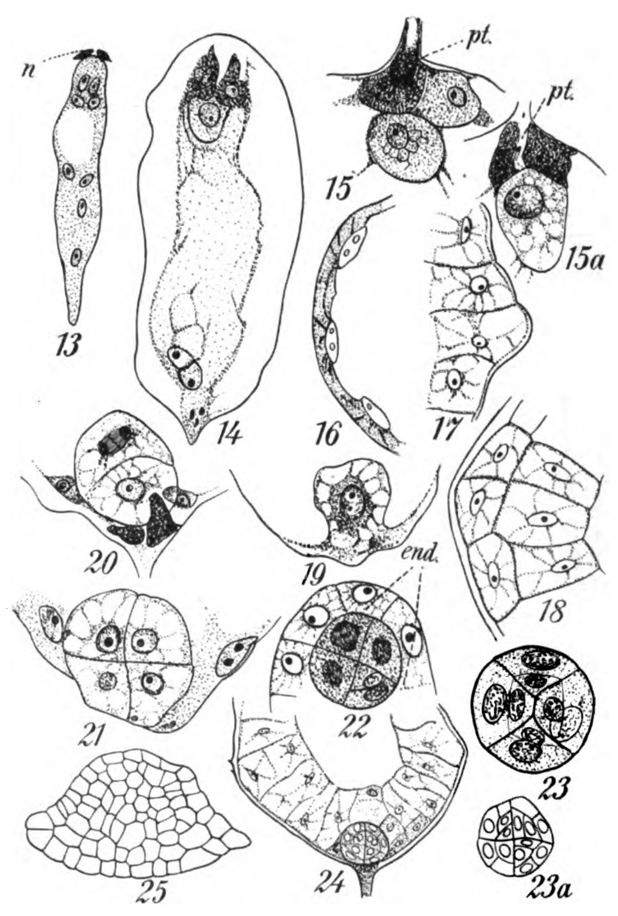


Fig. 482. Eriocaulon sexangulare, nach SMITH. 13, 14 Weitere Entwickelungsstadien des Embryosackes. n Nucellusreste. 15 Eiapparat nach der Befruchtung. Pt Pollenschlauch. 16 Endosperm vor der Gewebebildung. 17 Gewebebildung im Endosperm. 18 Teilung der parietalen Endospermschicht. 19 Einzelliger Embryo. 20 Vierzelliger Embryo. 21 Oktantenstadium. 22 Bildung des Dermatogens. 23 Querschnitt der mikropylären Hälfte desselben Embryos. 24 Mikropyläres Ende des Embryosackes mit Embryo und Endosperm. 25 Längsschnitt des Embryos im reifen Samen.

sich später durch eine Querwand, so daß eine äußere Schicht von sich nicht mehr teilenden Zellen entsteht, und eine innere Schicht, die sich teilt, bis der ganze Embryosack mit Endosperm ausgefüllt ist. Der Embryo (Fig. 482, 19—24) bildet keinen Suspensor und differenziert sich nicht, in ersterer Hinsicht gleicht er *Pistia,* in beiden *Castalia odorata* und *Nymphaea advena,* sowie *Nelumbo.*

Die

Centrolepidaceae

sind ebenfalls kleine, grasähnliche Pflanzen, sogar vielfach laubmoosähnlich, ein- oder mehrjährig. Der Blütenstand ist eine zweireihige Aehre mit einzeln stehenden Blüten oder nackten, wickeligen Partialblütenständen oder ist köpfchenförmig mit 2—8 sterilen Hüllblättern.

Das Eigentümliche der *Centrolepidaceae* liegt in den vielfach in der Mehrzahl vorhandenen oberständigen, oft fast apokarpen, vielfach aber auch synkarpen Karpellen, welche unter Umständen wie die Fruchtknoten einer zweizeiligen *Zea Mays* aussehen können (Fig. 483, 5). Die Blüten sind stark reduziert, zumal in der Zahl der Staubblätter, welche in den hermaphroditen multikarpellären Blüten bis auf 1 hinuntersinken können. Ein Perianth ist nicht vorhanden, doch können 1—3 Hochblättchen sich vorfinden. Die hermaphroditen Blüten können auch in bezug auf die Zahl der Karpelle bis auf 1 reduziert sein,

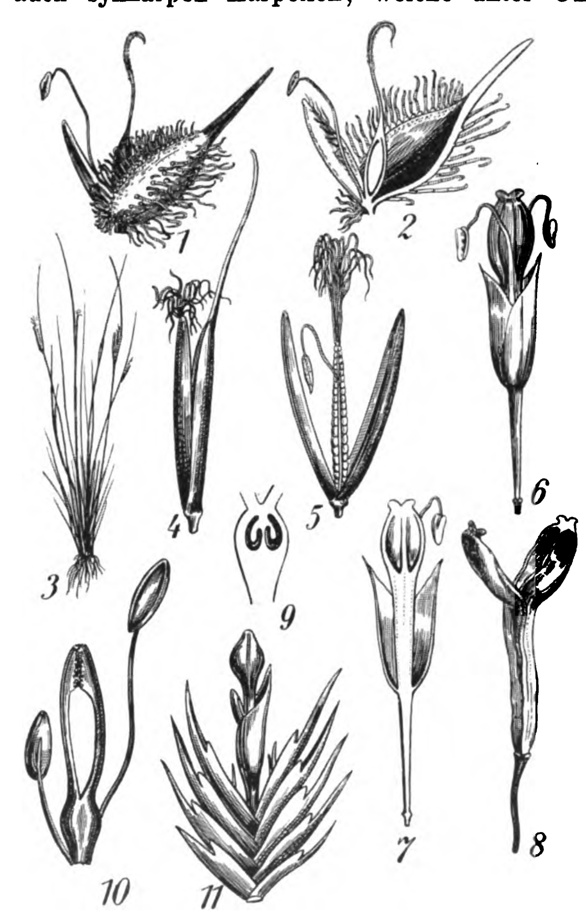


Fig. 483. Centrolepidaceae. 1, 2 **Aphelia cyperoides**, nach BAILLON. 1 Blüte mit Brakteen. 2 Selbige im Längsschnitt. 3—5 **Centrolepis spec.**, nach BAILLON. 3 Habitus. 4 Blüte. 5 Selbige nach Seitwärtsbiegen der Brakteen. 6—8 **Gaimardia spec.**, nach BAILLON. 6 Blüte und Brakteen. 7 Selbige halbiert. 8 Aufgesprungene Frucht. 9—11 **Gaimardia australis**, nach HIERONYMUS. 9 Medianer Längsschnitt durch den Fruchtknoten. 10 Blüte. 11 Fruchtzweigchen.

so daß die Blüte von *Aphelia* z. B. (Fig. 483, 1, 2) nur 1 Stamen und 1 Karpell besitzen kann, ohne Spur eines Perianths. Vielfach sind auch die Blüten durch Abort eingeschlechtlich geworden, und da leistet denn wieder *Aphelia* das Mögliche, indem sie ♂ Blüten bilden kann, welche aus nichts als einem einzigen Staubblatt bestehen, während *Brizula* die Sache konstant auf die Spitze treibt und stets ♂ Blüten bildet, die nur aus einem Staubblatt, und ♀, die nur aus einem Karpell bestehen.

Bei *Gaimardia* sind die Blüten hermaphrodit, 2-zählig, d. h. sie bestehen aus 2 Staubblättern und 2 Karpellen, welche an der Innenseite miteinander verwachsen sind. Nun gibt es unter den *Eriocaulon*-Arten,

z. B. *E. pygmaeum,* ebenfalls 2-zählige Formen, d. h. also — da die *Eriocaulaceae* eingeschlechtlich sind — ♂ Blüten mit 2 Staubblättern und ♀ mit 2 Karpellen. *Eriocaulaceae* und *Centrolepidaceae* können also gemeinsame Ahnen gehabt haben; bei der starken Ableitung der *Centrolepidaceae* und ihren eigentümlichen, oft fast apokarpen Gynöceen ist ihre Stellung aber sehr fraglich. *Juncella* hat köpfchenartige Infloreszenzen wie die *Eriocaulaceae.*

Zu den *Centrolepidaceae* gehören *Juncella, Brizula, Aphelia, Centrolepis, Alepyrum* und *Gaimardia,* welche letztere auch gewisse Beziehungen zu einem Teil der

Restionaceae

hat, nämlich zu denen mit 2 Staubblättern und 2 Karpellen, wie z. B. ein Teil der Gattung *Restio.* Es ist ganz gut möglich, daß die *Restionaceae* mit den *Centrolepidaceae* gemeinsamen Ursprungs sind.

Die *Restionaceae* sind *Juncaceen-* oder *Cyperaceen*-artige Kräuter mit rasigem Wuchs oder kriechendem Wurzelstock. Die Blüten stehen in Aehren, welche terminal stehen oder zu rispenartigen Infloreszenzen vereint sind. Die Blüten sind zwitterig oder unisexuell, das Perianth 6- bis 3-blätterig oder gar fehlend. Stamina 3—2. Fruchtknoten oberständig, synkarp, 3- bis 1-fächerig, mit ebenso vielen, meist fädigen Griffeln, in jedem Fache 1 Ovulum.

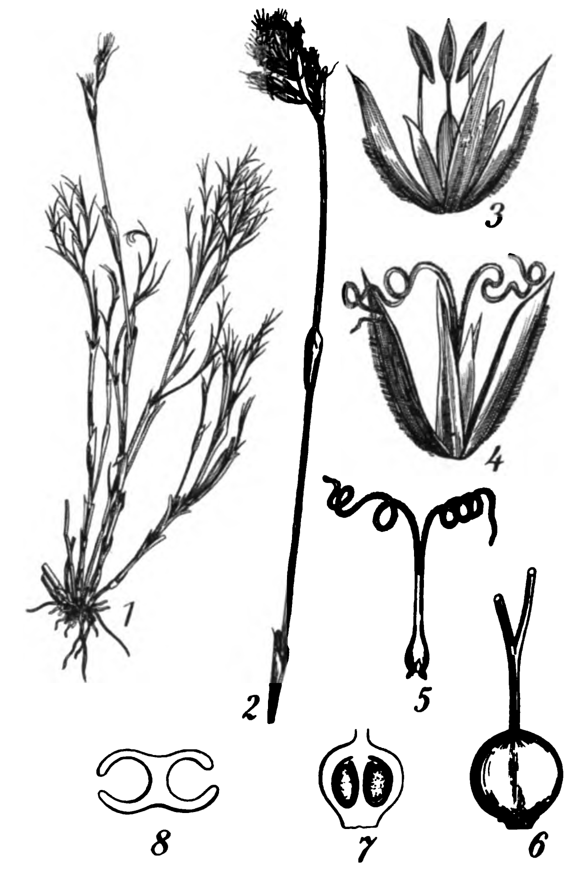


Fig. 484. Restio cuspidatus THUNB., nach HIERONYMUS. 1 Habitus einer ♀ Pflanze. 2 Blütenstengel einer ♂ Pflanze. 3 ♂ Blüte. 4 ♀ Blüte. 5 Gynoeceum. 6 Frucht. 7 Längsschnitt einer fast reifen Frucht. 8 Querschnitt einer geöffneten Frucht.

Die Blätter sind grasähnlich, bei *Restio* sogar bisweilen mit einer Ligula versehen. Die Blätter sind vielfach bis auf die Scheiden reduziert, ja diese können sogar bald abfallen, so daß die Halme selber die Photosynthese besorgen müssen. Die Hauptverbreitung hat die Familie in Südafrika und Australien, einzelne Arten in Südamerika und Südostasien. Die Blüten sind bei den verschiedenen Vertretern sehr verschieden. Am vollständigsten sind sie bei *Lepyrodia hermaphrodita*

R. Br. Die zwitterigen Blüten dieser Art haben 2 Vorblätter, einen 3-gliederigen Kelch, eine 3-gliederige Korolle, 3 Stamina und einen 3-fächerigen Fruchtknoten. Bei den ♀ Blüten der übrigen *Restionaceen* ist der Staubblattkreis staminodial oder ganz fehlend, auch kann den ♂ Blüten ein Fruchtknoten ganz abgehen, oder es kann das Ovar noch im Rudiment vorhanden sein. Weitere Reduktionen kommen durch Hinwegfallen einzelner Teile vor, so gibt es vorblattlose 2-zählige Blüten bei *Restio-* und *Leptocarpus*-Arten, die ♂ mit 2 Staubblättern, die ♀ mit 2 Karpellen.

Auch kann es vorkommen, daß die ♀ Blüten nur noch 2 Karpelle haben, die männlichen aber noch 3 Antheren, wie bei dem abgebildeten, bis 60 cm hoch werdenden *Restio cuspidatus.*

Zu den *Restionaceen* gehören: *Lyginia, Ecdeiocolea, Anarthria, Lepyrodia, Restio, Dovea, Askidiosperma, Elegia, Leptocarpus, Staberoha, Hypolaena, Hypodiscus, Cannomois, Willdenowia, Loxocarya, Lepidolobus, Chaetanthus, Onychosepalum, Thamnochortus.*

Die

Pontederiaceae

bilden eine Familie zweifelhafter Verwandtschaft, welche sowohl an die *Liliaceen* wie an die *Commelinaceen* angeschlossen werden kann; letzteres scheint mir zumal des scheidenförmigen Blattes wegen, welches die Infloreszenz umgibt und sehr an das spatenförmige Hochblatt von *Commelina, Tradescantia* usw. erinnert, am wahrscheinlichsten, auch das farinöse Endosperm haben sie mit den *Commelinaceen* gemein.

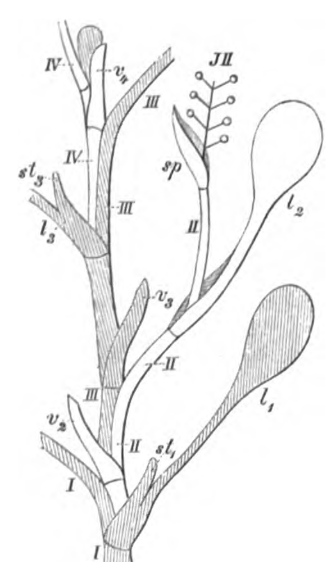


Fig. 485. Schema des Wuchses von Eichhornia azurea, nach Warming. Die römischen Ziffern bezeichnen die sukzessiven Sprosse; die den Buchstaben beigesetzten Ziffern korrespondieren mit denselben. v Vorblatt, l Laubblatt, st Stipularscheide, sp Spatha, s Blütenstand.

Der Sproßaufbau ist bei den *Pontederiaceen* sympodial und dem von *Zostera* ähnlich (vergl. Warming, Notice sur la ramification des Pontédériacées et des Zosterées, Kgl. Videnskab. Meddelelser, Kjøbenhavn 1871, p. 342 ff.).

Die Blütenstände stehen terminal, der blühende Sproß (II in der Fig. 485) wird aber von einem Sproß (III in der Fig. 485), der axillär in einem seiner zweizeilig geordneten Blätter (v_2) sich bildet, übergipfelt und zur Seite gedrängt. Der blühende Sproß wächst dabei mit dem Axillarsproß bis zu dessen Vorblatt (v_3 in der Figur). Dem gleichfalls mit Infloreszenz abschließenden Axillarsproß (III) geht es ebenso, mit dessen Axillarsproß (IV) usw. bis zum Erlöschen der Vegetationskraft. So kommt ein Sympodium zustande, dessen Glieder an der Basis allemal aus einem Stück des nächst älteren und des neuen Sprosses bestehen. Auch dieser Sproßaufbau scheint mir am leichtesten aus einer *Commelina*-ähnlichen Pflanze hervorgehen zu können.

Die *Pontederiaceen* sind sämtlich aufgerichtete oder flutende Wassergewächse, welche entweder einen im Schlamm kriechenden Wurzelstock haben oder frei schwimmen. Wie bei den *Nymphaeaceen* und *Hydrocharitaceen* kommen bandförmige Jugendblätter vor.

Das Perigon ist korollinisch, 2-fach trimer, fast aktinomorph bis deutlich zygomorph, Stamina 6—1; Ovar 3-fächerig oder durch Rückbildung zweier Fächer 1-fächerig. Kapseln oder einsamige Schließfrüchte. Blüten oft schön blau; Blattdimorphismus, untergetauchte und Schwimmblätter bei *Heteranthera*, welche auch kleistogame Blätter produzieren kann.

Hierher *Monocharia* (Afrika, Asien, Australien), *Eichhornia* (Südamerika), *Pontederia* in Süd- und Nordamerika, *Reussia* (Brasilien), *Heteranthera* (Amerika und Afrika), *Hydrothrix* (Brasilien).

Die Entwickelung des Embryosackes ist bei *Eichhornia*, *Pontederia* und *Heteranthera*, wie SMITH (Bot. Gaz., Vol. 25) und COKER (The Development of the Seed in the Pontederiaceae, Bot. Gaz., Vol. 44, p. 293) gezeigt haben, normal. Interessant wird die Sache erst bei der Bildung des Endosperms. Der Endospermkern liegt ganz unten im Embryosack, und zwischen den Tochterkernen der ersten Teilung entsteht eine Querwand, welche den Embryosack in eine obere größere und in eine untere kleinere Zelle zerlegt. In der oberen Zelle bildet sich das Endosperm in normaler Weise, in der unteren Zelle teilt sich der Kern ebenfalls schnell, und es erscheinen auch nachher Wände, aber diese treten viel unregelmäßiger als in der oberen Zelle auf, so daß die Endospermzellen im antipoden Teile oft multinukleär sind. Schließlich wird das Plasma aus den Zellen des unteren Endosperms gelöst, und die leeren Zellen, welche viel dickwandiger sind als die des oberen persistierenden Endosperms, werden mehr oder weniger zerdrückt. Die nachfolgenden Figuren machen das nun wohl klar.

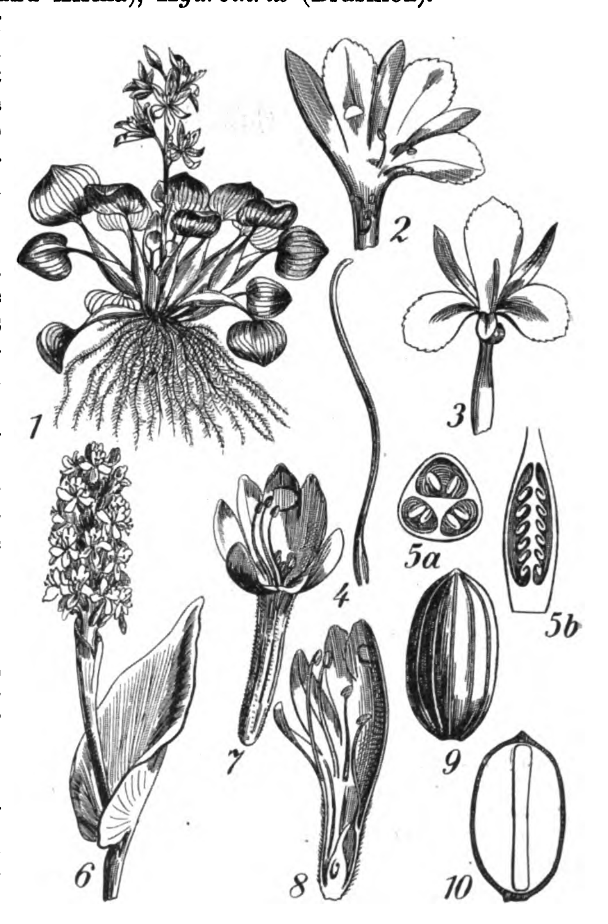


Fig. 486. Pontederiaceen. 1 Eichhornia crassipes, Habitus nach SCHÖNLAND. 2—5 E. azurea (Sw.) KUNTH, nach ENGLER. 2 Blüte mit aufgeschlitzter Röhre. 3 Eine solche intakt. 4 Fruchtknoten und Griffel. 5a, 5b Fruchtknoten im Quer- und Längsschnitt. 6—10 Pontederia cordata, nach BAILLON. 6 Infloreszenz und Blatt. 7 Blüte. 8 Selbige halbiert. 9 Same. 10 Selbiger halbiert.

Aehnliches, aber nicht so detailliert, wurde von BILLINGS (Bot. Gaz., Vol. 38) bei der *Bromeliacee Tillandsia* beschrieben. Bei *Sagittaria, Potamogeton, Ruppia, Castalia, Nymphaea, Cobomba* und *Saururus*

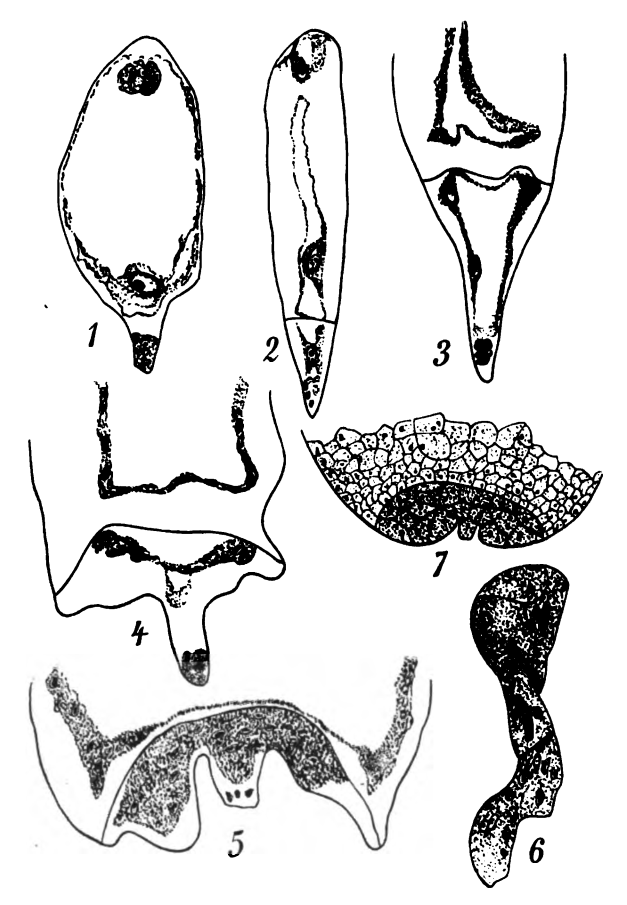


Fig. 487. Pontederia cordata. Endospermbildung, nach COKER. 1 Embryosack gerade vor der Teilung des Endospermkerns (unten). 2 Eben nach dieser Teilung. 3 Späteres Stadium, Antipoden, basales Endosperm und oberes Endosperm zeigend. 4 Noch älteres Stadium. 5 Gerade vor der Bildung von Zellwänden im Endosperm. 6 Einige Zellen des basalen Endosperms auf dieser Entwickelungsstufe. 7 Endosperm nach der Bildung der Zellwände.

wird ebenfalls eine Querwand gebildet, aber, mit Ausnahme von *Sagittaria,* wo bisweilen 1 oder 2 Teilungen vorkommen, teilt sich der Endospermkern in der unteren Zelle nicht, und wahrscheinlich zeigen *Najas, Zannichellia* und *Elodea* ähnliche Verhältnisse wie *Ruppia* etc.

Fünfundzwanzigste Vorlesung.

Die Monokotylen mit Ausnahme der Spadicifloren.

III. Die Liliifloren (erste Hälfte).

Die große Gruppe der

Liliifloren

ist jetzt an der Reihe. Die hierher gehörigen Familien gruppieren sich um die viel umfassende Familie der *Liliaceen* im weiteren Sinne. WETTSTEIN gibt folgende Charakterisierung der *Liliifloren*:

„Vorherrschend Zwitterblüten mit doppeltem Perianth, dessen sämtliche Blätter von ähnlicher Beschaffenheit (homochlamydeisch), also entweder korollinisch oder kelchartig sind (ersteres häufiger), Aktinomorphie vorherrschend. Stamina in gleicher Zahl wie die Perianthblätter (in der Regel 6), seltener weniger. Fruchtknoten in der Regel 3-blätterig und 3-fächerig, mit anatropen Samenanlagen. Endosperm stets vorhanden, meist fleischig oder knorpelig, öl- und eiweißreich, seltener mehlig. Embryo zumeist vom Nährgewebe umgeben."

Die verschiedenen Familien der *Liliifloren* gruppieren sich um die Familie der

Liliaceae,

und wir müssen also zunächst versuchen, den Ursprung dieser Familie zu finden.

Das ist eine sehr schwere Frage, erstens, weil die Blütenstruktur K 3, C 3, St 6, Fr (3) eine so häufige ist, zweitens, weil die Familie so sehr groß ist und doch die sämtlichen Repräsentanten eigentlich nur verhältnismäßig geringe Modifikationen des Typus zeigen, außer in ihren Anpassungen, zumal an eine hypogäische Lebensweise (Knollen, Rhizome, Zwiebelbildung).

Die Meinungen über die Ableitung der *Liliaceen* sind denn auch sehr verschieden. WETTSTEIN meint, sie schlössen ganz natürlich an die Reihe der *Helobiae* an, insbesondere an deren zuerst erwähnte Familien (*Alismataceen*, *Butomaceen*).

Miss SARGANT betrachtet *Anemarrhena* als den zentralen Typus und meint, dieser habe in der anatomischen Struktur des Keimlings so vieles mit *Eranthis* gemein, daß ihr ein genetischer Zusammenhang wahrschein-

lich vorkommt und sie also geneigt ist, die *Liliaceae* von *Ranunculaceen* herzuleiten.

HALLIER weist auf die Aehnlichkeit in Tracht und Nervatur der *Liliacee* (Sektion *Luzuriageae*) *Philesia* mit gewissen *Berberis*-Arten hin und will die *Liliaceae* von *Berberidaceen* herleiten.

Wie man sieht, ist bei aller Verschiedenheit doch eine communis opinio vorhanden, die den Ursprung der *Liliaceen* irgendwo in den *Ranales* sucht, und so ist es wohl am besten, sie an die *Proranales* anzuschließen.

Die Familie der *Liliaceen*, in der von ENGLER gebrauchten Fassung, ist aber viel zu groß, um übersichtlich zu sein. Weit besser gefällt mir die Zerlegung der *Liliacee* in die 3 Familien der *Colchicaceae, Liliaceae* und *Convallariaceae* nach WARMING.

Diese lassen sich wie folgt sehr kurz charakterisieren:

A. Fruchtknoten mit 3 Griffeln. Frucht eine septizide Kapsel, d. h. eine Kapsel, welche in den Scheidewänden aufspringt . . . . *Colchicaceae.*
B. Fruchtknoten 3-fächerig, aber mit nur 1 Griffel. Frucht eine lokulizide Kapsel, d. h. eine Kapsel, welche fachspaltig ist . . . . *Liliaceae.*
C. Fruchtknoten eine Beere . . . . *Convallariaceae.*

Ganz scharf ist die Einteilung aber nicht, so hat z. B. *Narthecium* unter den *Colchicaceen* nur einen Griffel und nähert sich dadurch den *Liliaceen*, und *Paris* hat freie Griffel, wodurch sie sich den *Colchicaceen* nähert, auch ist der Charakter der septiziden Kapsel für die *Colchicaceen* nicht ausnahmslos gültig, ebensowenig wie der der lokuliziden Kapsel für die *Liliaceae*. Das ist nun aber an und für sich nicht schlimm, denn der Fruchtknoten mit 1 Griffel ist selbstverständlich ein weiterer Schritt auf dem Wege der von den *Colchicaceen* schon eingeschlagenen Synkarpie, und es braucht deswegen nicht wunderzunehmen, daß eine *Colchicacee* schon die sonst erst von den *Liliaceen* erreichte völlige Synkarpie erworben hat. Der Charakter der Fachspaltigkeit oder Scheidewandspaltigkeit sagt mir in phylogenetischer Hinsicht nichts und kann demnach mein Urteil nicht beeinflussen; ich verstehe einfach ihre Bedeutung nicht, welche sie aber natürlich doch sehr gut haben kann. Schlimmer scheint es mir aber um die Natürlichkeit der *Convallariaceen* zu stehen. Die Gruppe wird zusammengehalten durch ein negatives Merkmal, das Fehlen von Zwiebeln, und ein positives, den Besitz einer Beere: und beide Merkmale haben kaum systematischen Wert, überdies ist sie nicht einmal einheitlich, denn in einer Untergruppe der *Convallariaceae*, nämlich in der der *Dracaeneae*, kommen sowohl Kapseln wie Beeren vor.

Die Einteilung ist also offenbar nicht weitgehend genug, sei es nun, daß man die Gruppen, in die man die *Liliaceen* zerlegt, als Unterfamilien oder als Familien betrachten will. Ersteres will BAILLON, der die *Liliaceen* in 25 Gruppen einteilt, von denen aber einige, nach allgemeiner Auffassung, z. B. die *Juncaceae*, als eigene Familien betrachtet werden müssen.

Die Auffassungen über die Grenzen der Familie der *Liliaceen* sind sehr verschieden, so umfaßt sie bei HALLER (1742) nicht nur die jetzigen *Liliaceen*, sondern auch alle *Iridaceen* und *Amaryllidaceen*. Auch ADANSON (1763) war derselben Meinung, wie daraus hervorgeht, daß er die *Liliaceen* in 7 Sektionen zerlegt, in *Junci, Liliae, Scillae, Cepae, Asparagi, Hyacinthi, Narcissi, Irides*.

Jussieu hat dann die *Amaryllidaceae* abgetrennt und in dieser Familie alle Arten mit unterständigem Fruchtknoten untergebracht. Daß man damit eine natürliche Einteilung erzielt hat, bezweifelt Baillon und meint, daß die *Amaryllidaceae* mit den *Liliaceen* eine große Familie bilden. Das hängt selbstverständlich davon ab, ob man große oder kleine Familien bevorzugt. Ich tue entschieden letzteres, aber darin muß man Baillon recht geben, daß die *Amaryllidaceae* wohl sicher keine monophyletische Gruppe, sondern an verschiedenen Punkten den *Liliaceen* entsprungen sind.

Mir scheint es nun am besten, eine Zerlegung der *Liliaceen* in mehrere Familien vorzunehmen und zunächst die Gruppe der *Melanthioideae* von Engler zum Range einer Familie zu erheben und demnach

Melanthiaceae

zu nennen. Ich möchte sie definieren als eine Familie vom allgemeinen *Liliaceen*-Typus, welche durch die meistens freien Griffel zeigt, daß sie erst eben von Apokarpie zu Synkarpie geschritten ist. Ihre unterirdischen Stengelorgane sind Rhizome oder Zwiebelknollen, d. h. knollige Rhizome, die von häutigen Niederblättern umgeben sind; die Reservesubstanz befindet sich also nicht, wie bei den echten Zwiebeln, ganz vorwiegend in den Schuppenblättern, sondern in der Achse. Die Frucht ist eine meistens septizide, bisweilen auch lokulizide Kapsel.

Fig. 488. Veratrum, nach Turpin und Baillon. 1 Habitus. 2 Blüte. 3 Solche halbiert. 4 Frucht, geöffnet. 5 Frucht im Querschnitt. 6 Ein Fach der Frucht mit 3 Samen. 7 Same. 8 Same im Längsschnitt.

Als die einfachste Untergruppe dieser *Melanthiaceae* müssen die *Veratreae* betrachtet werden, welche Baillon in folgender Weise charakterisiert:

Melanthiaceae-Veratreae.

Blüten regelmäßig, oft polygam, mit konvexem oder mehr oder weniger konkavem Blütenboden. Perianth ausgebreitet. Stamina hypogyn oder epigyn, mit kurzen extrorsen Antheren; die Pollenfächer zusammen-

fließend; nach ihrer Dehiszenz sich einer hufeisenförmigen Linie entlang ausbreitend. Gynoeceum oberständig oder zum Teil unterständig mit kurzen Griffeln. Frucht septizid.

Es sind Kräuter mit dicken Rhizomen, mit großen grundständigen und kleinen oder fehlenden kaulinären Blättern. Die Infloreszenzen sind cymöse, einfache oder zusammengesetzte Trauben.

Es gehören hierher 4 Gattungen, *Veratrum, Melanthium, Sabadilla (Schoenocaulon)* und *Zygadenus* in der BAILLONschen Fassung dieser Gattungen, von der letztere aber, z. B. von ENGLER, in *Zygadenus* s. str., *Amianthium* und *Stenanthium* zerlegt wird. Von diesen ist *Sabadilla (Schoenocaulon)* mit ihrem völlig oberständigen Fruchtknoten die primitivste, bei *Veratrum* ist der Fruchtknoten schon etwas in die Blütenachse versenkt, bei *Zygadenus* am meisten.

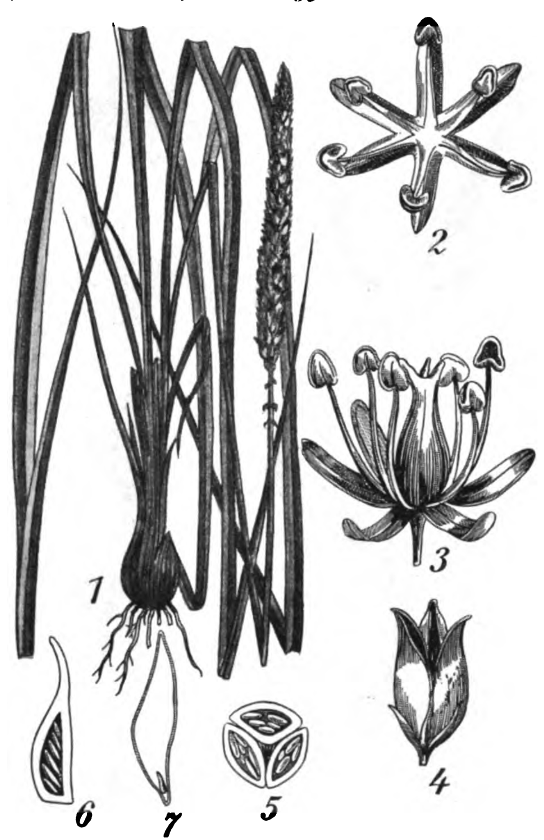


Fig. 489. Schoenocaulon (Sabadella) officinalis (SCHLECHT) A. GRAY, nach ENGLER. 1 Habitus. 2 ♂ Blüte. 3 ♀ Blüte. 4 Frucht. 5 Selbige im Querschnitt. 6 Karpell im Längsschnitt. 7 Same im Längsschnitt.

Aus den Untersuchungen von Miss SARGANT, Ann. of Bot., Vol. 17, p. 32 ff. geht hervor, daß *Veratrum* und *Zygadenus* im Kotyledon nur ein Bündel in der Stellung einer Mittelrippe haben, welches aber nach Miss SARGANTS Meinung Doppelnatur hat, in Uebereinstimmung mit ihrer Theorie der Entstehung des Kotyledons der Monokotylen aus der Verwachsung zweier Kotyledonen. Sie sagt in buchstäblicher Uebersetzung:

„*Zygadenus elegans.* Der zylindrische Kotyledon enthält in seiner ganzen Länge nur ein Bündel: ein Schnitt in der Nähe der Spitze verrät kaum eine Doppelnatur des Phloems (Pl. V, Fig. 7 und 8; unsere Fig. 490, 4, 5), weiter nach unten ist diese aber deutlich (Fig. 9, 10; unsere Fig. 490, 6, 7), und auch in der ganzen Uebergangszone. Die Plumularbündel, welche an dem Uebergang teilnehmen, trennen sich in 2 Zweige, in Fig. 11, Taf. V (unsere Fig. 490, 8) sieht man diese fortschreiten, um den Kotyledonarbündeln zu begegnen in genau derselben Weise wie bei *Allium.*

Die Phloemgruppen des Kotyledonarbündels sind jetzt ganz gesondert (distinkt) und voneinander getrennt durch das ganze Xylem. Das Xylem selber liegt in 2 Gruppen, zwischen welchen die Protoxylemelemente

eingeschoben (inserted) sind. Sie liegen noch nicht an der Außenseite. In der diarchen Wurzel (Taf. V, Fig. 12; unsere Fig. 490, 9) stammt eine Protoxylemgruppe von dem doppelten Kotyledonarbündel, die andere von den Plumularbündeln. Die zwei Phloemgruppen sind gemischten Ursprungs. Der Uebergang von *Zygadenus* gleicht dem von *Allium* genau, ausgenommen die mehr intime Vereinigung der beiden Bündel im Kotyledon." Von den x-Generationen der *Melanthiaceae-Veratreae* ist meines Wissens nichts bekannt.

Fig. 490. Zygadenus. 1 **Zygadenus elegans**, nach dem Exemplare No. 908 107, 157 im Reichsherbar zu Leiden. 2 Blüte halbiert, nach BAILLON. 3—9 nach Miss SARGANT. 3 Habitus des Sämlings mit Angabe der Stellen, welchen die Schnitte 4—9 entnommen sind. 4 Querschnitt durch den Stiel des Kotyledons, den einzigen Bündel zeigend. 5 Bündel aus dem in 4 dargestellten Schnitte, vergrößert. 6 Querschnitt durch die junge Stengelknospe, noch in der vergrößerten Kotyledonbasis eingeschlossen, nur ein Bündel im Kotyledon, 3 im ersten Blatte. 7 Der Bündel vom Schnitt 6 vergrößert. 8 Schnitt durch den ersten Stengelknoten. Ein einziger Plumularstrang (Pl) begegnet dem vom Kotyledon (Col), beide öffnen sich, wenn sie sich nähern, und die Phloemgruppen vereinigen sich paarig. 9 Schnitt weiter nach unten wie 8. Diarche Wurzelstele angedeutet, aber noch nicht gebildet, die obere Protoxylemgruppe entstammt dem Kotyledon, die untere der Plumula.

Die

Melanthiaceae-Colchiceae

werden von BAILLON in folgender Weise charakterisiert:

Blumen mit petaloidem Perianth, die Tepala mit sehr langen engen Nabeln, frei, verklebt oder verwachsen zu einer Röhre. Stamina an der Basis der Lamina inseriert mit dorsifixen, versatilen Antheren. Karpelle 3 mit 3 langen freien Griffeln[1]). Frucht septizid. Kräuter mit soliden Zwiebeln (Zwiebelknollen). Blätter grundständig. Hierher die Gattungen *Colchicum, Merendera* und *Bulbocodium,* von denen *Bulbocodium* in der Tat eine Verwachsung der Griffel aufweist, wodurch ein Griffel mit

1) Die Angabe, daß bei Synsiphon nur 1 Griffel mit 3 Narben vorkommen soll, meint BAILLON, beruht auf abnorm entwickelten Blüten.

3 Narben entsteht. Nach der Meinung Baillons sind aber *Merendera* und *Bulbocodium* so wenig von *Colchicum* verschieden, daß sie besser als Sektionen dieser Gattung, denn als gesonderte Genera betrachtet werden können.

Die Zahl der Blüten bei unserem *Colchicum autumnale* beträgt 1—3, jedoch gibt es andere Arten mit mehreren Blüten. Die Gattung zählt etwa 30 Arten in Europa, Westasien und Nordafrika; die einzige Art mit gelben Blüten ist *C. luteum* Baker von Beludschistan bis zum westlichen Himalaya. Unsere *C. autumnale* blüht im Herbst. Der blühende Sproß ist eine kleine Knolle, die als Seitensproß der Knolle entstanden ist, welche im vorigen Jahre blühte. Erst nach der Blüte fängt die Knolle des blühenden Sprosses sich zu vergrößern an, wozu sie in den Stand gesetzt wird, durch die Entfaltung der Laubblätter im nächsten Frühjahre, deren Photosynthese nun erst die Reifung der Früchte erlaubt.

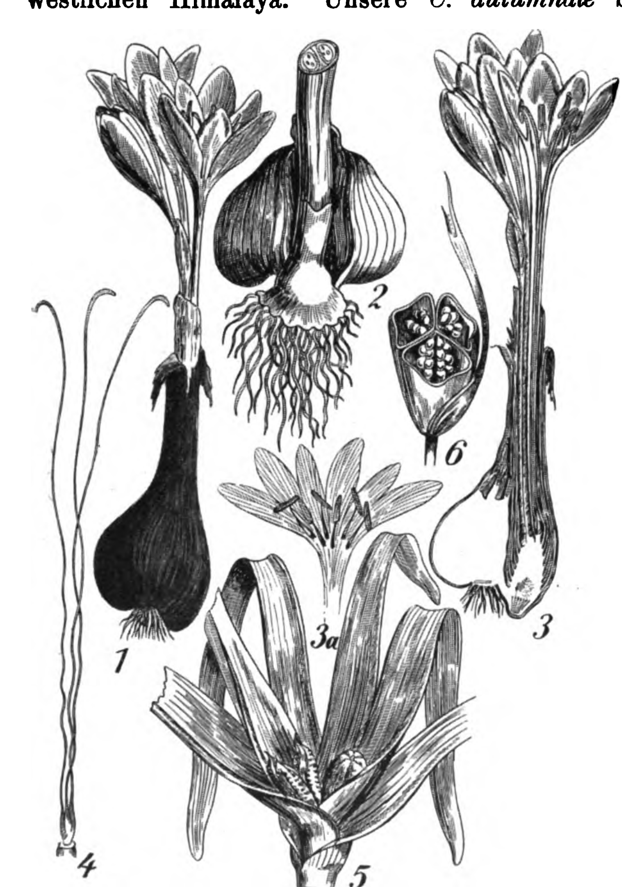


Fig. 491. Colchicum autumnale, nach Baillon und Turpin. 1 Habitus der blühenden Pflanze. 2 Unterer Teil derselben nach Entfernung der Hüllen, vorne die kleine blühende Knolle, hinten die große vorjährige Knolle zeigend. 3 Blühende Pflanze im Längsschnitt. 3[a] Oberer Teil der Blüte, das Perianth und die Stamina zeigend. 4 Die 3 langen Griffel. 5 Früchte und Laubblätter. 6 Frucht im Querschnitt.

Angaben über die Heterostylie bei *Colchicum autumnale* beruhen auf Täuschung (vergl. E. Loew in Festschrift der Deutsch. Bot. Ges., Bd. 26 der Berichte, 1908, p. 1—17). Nach Hofmeister tritt die Bestäubung im November, die Befruchtung erst im Mai ein. Die Bestäubung findet oft statt, wenn noch keine Spur von Ovula vorhanden ist.

Die *Melanthiaceae-Colchiceae* stehen offenbar ziemlich weit von den *Melanthiaceae-Veratreen* ab; sie sind eine sehr stark an eine hypogäische Lebensweise angepaßte Familie, welche nach obenhin wohl zweifellos mit den *Iridaceen* in Verbindung steht. Ueber die x-Generationen der *Melanthiaceae-Colchiceae* ist meines Wissens nichts bekannt.

Zu den *Melanthiaceen* gehören weiter die *Tofieldieae* mit *Tofieldia, Pleea, Narthecium, Nietneria* und *Petrosavia,* charakterisiert durch ihre persistente Blütenhülle und ihre meistens zu einem Griffel mit 3 Narben verwachsenen Griffel. Ferner die *Helonieae* mit bisweilen zygomorpher Blütenhülle, mit *Xerophyllum, Helonias, Chamaelirium, Chionographis, Heloniopsis* und *Metanarthecium,* die *Uvularieae* mit fachspaltigen Kapseln, wozu die bekannte *Gloriosa superba,* sowie *Kreysigia, Schelhammera, Littonia, Sandersonia, Uvularia, Tricyrtis* und *Walleria* gehören, und die *Anguillarieae,* welche so wie die *Cholchiceae* Zwiebelknollen haben, und wozu *Burchardia, Androcymbium, Baeometra, Dipidax, Wurmbea, Ornithoglossum, Anguillaria* und *Iphigenia* gehören.

Von allen *Melanthiaceen* ist meines Wissens nur *Tricyrtis hirta* einigermaßen vollständig in bezug auf die x-Generation untersucht und zwar von Ikeda (Bull. Coll. Agric. Tokyo Imp. Univ., V, 41—72, pls. 3—4, 1902). Die Arbeit ist mir leider nur aus einem Referate Chamberlains in der Bot. Gaz., XXXIV, p. 244 und aus Coulter und Chamberlain bekannt.

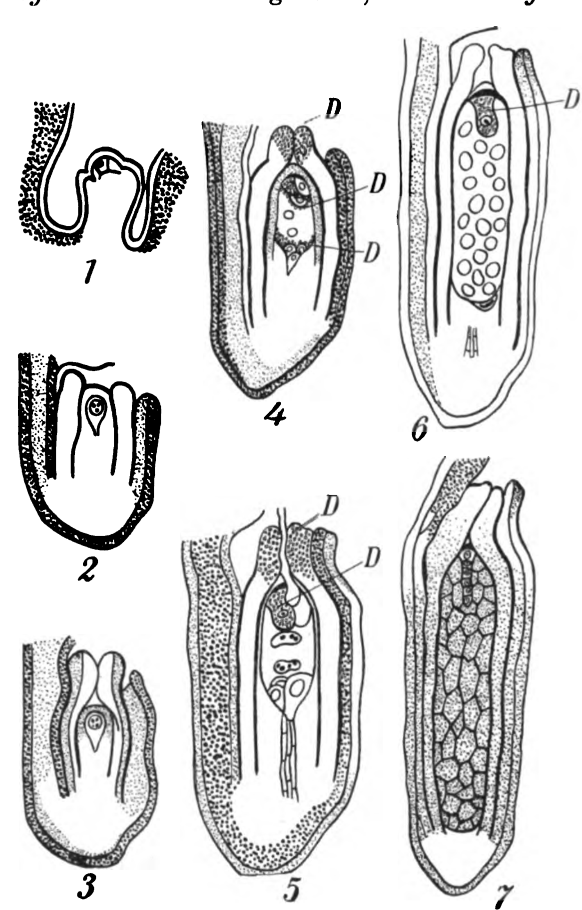


Fig. 492. Tricyrtis hirta, nach Ikeda. 1—7 Die verschiedenen aufeinanderfolgenden Entwickelungsstadien des Ovulums. D Die Stellen, an welchen sich Dextrin findet, die sonstige Punktierung deutet die Verbreitung der Stärke an, während der Grad dieser Punktierung die relative Quantität dieses Körpers anzeigt.

Die Archesporzelle wird ohne Bildung einer parietalen Zelle sogleich zur Embryosackmutterzelle; sie bildet 4 Makrosporen, von welchen nur die der Chalaza benachbarte sich weiter entwickelt. Doppelte Befruchtung findet statt. Das Endosperm bildet keine wandständige Schicht, sondern die Kerne sind gleichmäßig im Embryosack verteilt. Eine bedeutende Endospermmenge ist schon gebildet, bevor die Zygote sich teilt. Das Hauptinteresse der Arbeit liegt in der mikrochemischen Untersuchung. In frühen Stadien ist keine Stärke im Ovulum vorhanden, später erscheint sie aber im Funiculus und im äußeren Integument, während die äußeren und inneren Oberflächen des inneren Integuments kutinisiert werden, mit Ausnahme in der mikropylären Region. Dann erscheint

Stärke im inneren Integument und Dextrin im antipodalen Ende des Sackes. Gerade vor der Fusion der Polkerne ist Dextrin deutlich in der mikropylären Region des inneren Integuments, sowie in den Antipoden und im Eiapparat vorhanden, während die Stärke im inneren Integument verschwunden ist und im Nucellus erscheint. Nach der Befruchtung schwindet das Dextrin aus dem Integument und ist nur im befruchteten Ei vorhanden, während die Stärke fast ganz aus den Integumenten geschwunden ist und sich nur noch spärlich im Funiculus zeigt. Nach einigen wenigen Teilungen des Embryos aber ist die Stärke in den Integumenten und im Endosperm reichlich vorhanden. Die Chalaza und die leitende Region führen statt Stärke ein lösliches Kohlehydrat. Mikrochemische Reaktionen, sowie die zytologischen Erscheinungen in den Antipoden und die Struktur der benachbarten Gewebe führen zu der Auffassung, daß in *Tricyrtis* die Antipoden das Rohmaterial aufnehmen, zu den richtigen Verbindungen verarbeiten und weitergeben. IKEDA glaubt, daß das Dextrin in der mikropylären Region des Integuments zur Ernährung des Pollenschlauches dient, während das im Ei vorhandene die ersten Stadien des Embryos ernährt. Die Kutinisierung des inneren Integuments zwingt das meiste Nahrungsmaterial, die Antipoden zu passieren. Die Figg. 492, 1—7, die von COULTER und CHAMBERLAIN entliehen sind, mögen dies verdeutlichen.

Einen Teil der *Asphodeloideae* ENGLERS möchte ich als eine gesonderte Familie, die der

Asphodelaceae,

betrachten. Mir scheint es, daß sie ohne Schwierigkeit an die *Melanthiaceae* angeschlossen werden können, *Anthericum* z. B. an *Zygadenus*.

Als Typus der Familie mag

Asphodelus

gelten, deren Beschreibung hier nach BAILLON folgt.

Pflanzen mit hermaphroditen, regelmäßigen Blüten. Sepala 3, petaloid, eines vorn, frei oder nur an der Basis verwachsen, meistens mit einem grünen dorsalen Mittelstreifen. Die 3 Petala den Sepalen ähnlich oder größer und weniger dick. Das Perianth bleibt lange bestehen, fällt schließlich aber meistens doch ab. Stamina 6, hypogyn oder kaum epigyn, in 2 Kreisen, die epipetalen, die längsten, bisweilen viel länger als die episepalen. Filamente meistens an ihrer konkaven Basis verbreitert und dort bisweilen mittels marginaler Papillen mit den benachbarten Filamenten verbunden. Antheren versatil. Ovarium sitzend, mit langem, dünnem Griffel und 3 kurzen Narben. In der inneren Ecke jedes Faches 2 unvollständig anatrope Ovula. Die Placenta bedeckt ein jedes von ihnen an dem chalazalen Ende kapuzenartig. Die Frucht ist lokuluzid. Die Samen sind fast ganz von der placentalen Kapuze bedeckt.

Asphodeline ist von *Asphodelus* nur durch die gelben und etwas unregelmäßigen Blüten verschieden und wird deswegen von BAILLON zu *Asphodelus* gerechnet, in welche Gattung er auch *Dendrasphodeline, Sclonia* und *Eremurus* aufnimmt.

So aufgefaßt, enthält die Gattung etwa 40 Arten aus dem Mittelmeergebiet, dem Orient, dem asiatischen Rußland und aus Britisch Indien.

Es sind annuelle, meistens aber perennierende Kräuter mit dicken Rhizomen und zahlreichen Adventivwurzeln, welche fleischig und knollig werden können.

Der Stengel ist einfach, selten verzweigt, mit zahlreichen, grundständigen, meistens linearen, selten breiteren, dreieckigen oder röhrigen Blättern. Die Blüten in meistens verlängerten einfachen oder verzweigten Trauben.

Mit *Asphodelus* nahe verwandt ist *Paradisia* oder *Liliastrum* aus den Bergen Europas, und wenn man sie nicht mit BAILLON als zu *Asphodelus* gehörig betrachtet, auch *Asphodeline* und *Eremurus;* sie bilden zusammen die Unterfamilie der *Asphodeleae.* In der Unterfamilie der *Anthericineae* oder *Phalangieae* ist das Perianth dem von *Asphodelus* sehr ähnlich und bleibt gerade oder wickelt sich mehr oder weniger um die Sexualorgane herum, das Rizom ist kurz mit gebüschelten Wurzeln und oft knollig und fleischig. Hierher: *Anthericum, Eremocrinum, Simethis, Chlorophytum, Dasystachys, Debesia, Schizobasis, Anemarrhena, Bulbine, Bulbinella, Chlamysporum, Dichopogon, Arthropodium, Caesia, Agrostocrinum, Corynotheca, Hodgsonia, Tricoryne, Chamaescilla, Herpolirion, Nanolirion, Pasithea, Bottionaea, Echeandia.* In die Unterfamilie der *Xeronemeae* gehört nur *Xeronema*, eine australische Gattung, mit Blüten in einseitswendigen einfachen Trauben und zusammengesetzten zweizeiligen Blättern wie bei *Phormium tenax.*

Fig. 493. Asphodelus albus, nach BAILLON. 1 Habitus. 2 Frucht. 3 Zwei Samen aus einem Fache. 4 Same vom Arillus bekleidet, von der Seite gesehen. 5 Same im Längsschnitt.

Die amerikanischen Gattungen *Chlorogalum, Schoenolirion* und *Hemiphylacus* bilden die Unterfamilie der *Chlorogaleen* mit demselben Blütentypus der vorangegangenen Unterfamilien, aber mit Zwiebeln statt Rhizomen.

Die *Dianelleae* mit der Gattung *Dianella* haben eine fleischige oder schließlich lokulizide Frucht, sie haben Rhizome und distich beblätterte Stengel.

Bei den *Hemerocalleae* ist das Perianth unten zu einer Röhre verwachsen, oben frei; hierher *Hemerocallis, Saussurea, Phormium, Bland-*

fordia und *Leucocrinum*. *Hemerocallis fulva* ist interessant durch den Umstand, daß in einer Mikrosporenmutterzelle mehr als 4 Mikrosporen gebildet werden. Sowohl mehr wie weniger als 4 Mikrosporen aus einer Mutterzelle kommen im Pflanzenreich vor. COULTER und CHAMBERLAIN (l. c. p. 125) geben davon folgende Uebersicht.

Bloß zwei Mikrosporen in einer Mutterzelle finden sich bisweilen bei *Convallaria multiflora, Asparagus officinalis, Aconitum Napellus, Euphorbia Lathyrus*, *Begonia* spec., *Saxifraga caespitosa, Azalea indica* und *Syringa vulgaris*.

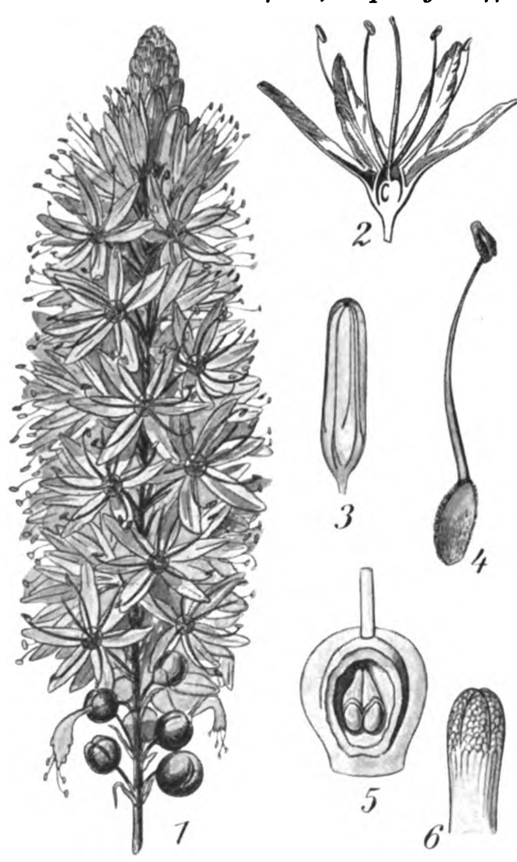


Fig. 494. **Asphodelus albus**, nach BAILLON. 1 Infloreszenz. 2 Blüte halbiert. 3 Blütenknospe. 4 Stamen. 5 Ovar nach dem Oeffnen eines Faches von der Rückseite. 6 Narbe.

Drei Mikrosporen wurden angetroffen bei *Begonia* spec., *Saxifraga caespitosa, Azalea indica* und *Lonicera coerulea*.

Fünf Mikrosporen fand man bei *Funkia ovata, Ficaria ranunculoides, Stellaria glauca, Scleranthus annuus, Prunus cerasus, Rumex Patientia, Azalea indica, Lonicera coerulea, Syringa persica, Symphytum officinale* und *Euphorbia corollata*.

Sechs Mikrosporen begegnet man bei *Hemerocallis fulva, Ficaria ranunculoides, Elatine hexandra*, *Cornus sanguinea, Lonicera coerulea, Funkia* spec. und *Euphorbia corollata*.

Sieben wurden mit Sicherheit gezählt bei *Fuchsia* spec. und 14 etwas zweifelhaft angegeben; acht hat man bei *Azalea indica* und 8—12 bei *Lonicera coerulea* gesehen (die höhere Zahl nicht sicher von e i n e r Mutterzelle stammend). STRASBURGER fand neun bei *Hemerocallis fulva*, JUEL und FULLMER sahen 6—8 bei dieser Art.

Nach WILLE beruhen bloß 2 Mikrosporen auf Ausbleiben der zweiten Teilung, und es werden 3 gebildet, wenn die erste Teilung die Mikrosporenmutterzelle in 2 ungleich große Teile zerlegt und nur der größere Teil der zweiten Teilung untergeht. Fünf oder mehr werden seines Erachtens gebildet, wenn ein oder mehr der Glieder der Tetrade sich weiter teilen.

STRASBURGER und JUEL fanden, daß bei *Hemerocallis fulva* Chromosomen, auch wenn es nur ein einziges ist, welche bei der ersten Mitose die Pole nicht erreichen, Kerne und um diese herum Mikrosporen bilden können.

Fullmer sagt: „Der Ursprung der überzähligen Mikrosporen konnte absolut nicht bestimmt werden. In vielen Fällen, wo deren Ursprung durch Spindeln oder in sonstiger Weise angedeutet wurde, schienen sie durch indirekte Teilung eines der Tetradenkerne zu entstehen.“ Fullmer fand, daß der Schlauchkern sich fragmentieren kann, so daß 2—8 Schlauchkerne im Pollenschlauch vorhanden sein können. Aehnliches wurde von Chamberlain bei *Lilium tigrinum* und *L. auratum*, von Smith bei *Eichhornia crassipes (Pontederiaceae)* beobachtet.

Die *Hemerocalleae* bilden durch ihr unten zu einer Röhre verwachsenes Perianth den Uebergang zu der Familie der

Aloinaceae

mit meistens viel höher hinauf röhrenförmig verwachsener Blütenhülle, und, außer *Kniphofia* (Syn. *Tritoma*), *Notosceptrum*, *Chortolirion* und der Untergattung *Leptaloe* von *Aloe*, durch fleischige Blätter stark xerophytisch ausgebildeten Pflanzen. Die vermutliche Verkettung der Gattungen unter sich ist vor kurzem von Berger in Englers Pflanzenreich auseinandergesetzt, aus welcher ausgezeichneten Arbeit folgendes über die Familie erwähnt werden mag.

Wie gesagt, besitzen deren Vertreter mit obigen Ausnahmen fleischige Blätter. Es sind teils Stauden oder Halbsträucher, teils echte Sträucher oder gar Bäume mit großen, vielästigen Kronen.

Fig. 495. 1 Kniphofia Buchananii Bak., nach Berger. 2 Chortolirion subspicatum Berger, nach Berger. 3 Aloe (Leptaloe) parviflora Bak., nach Berger.

Die Figg. 495, 496 mögen zunächst von einigen Hauptformen den Habitus geben.

Das Wurzelsystem besteht ausschließlich aus Adventivwurzeln. Bei den echten *Aloes* sind diese zylindrisch. *Leptaloe, Aloinella* und einige *Kniphofia*, also nicht oder wenig sukkulente Formen, haben als Ersatz der Sukkulenz der Blätter sehr fleischige, rübenförmige, wasserspeichernde Wurzeln.

Einige *Aloes*, wie *Leptaloe*, *Haemanthifoliae* und *Kumora*, haben zeitlebens zweizeilige Blattstellung, bei den anderen tritt diese nur in der Jugend und anfänglich auch an den Seitenzweigen auf, und die älteren Exemplare resp. Zweige sind spiralig, 3- bis 5-zeilig beblättert. Nicht nur in der Stellung, sondern auch in der Form können die Blätter der Sämlingspflanzen oder der jungen Sprosse von denen der ausgewachsenen Individuen abweichen. So sind die Blätter der spiraligen *Gasteria* auf der Unterseite stark einseitig verdickt und gekielt, die Jugendblätter aber flach zweischneidig. Mit nur geringen Ausnahmen stehen die Blätter stets dicht gedrängt um die Achse und bilden bei den kleineren Formen eine bodenständige Rosette. Von diesen stammlosen oder kurzstämmigen Formen bis zu den strauchigen



Fig. 496. 1 Aloe striata HAW., nach BERGER. 2 Aloe Bainesii DYER, nach DYER. 3 Aloe speciosa BAK., nach BERGER.

und baumartigen gibt es alle Zwischenstufen. Viele bilden Seitenrosetten oder Ausläufer.

Bei den strauchartigen und baumartigen *Aloe*-Arten tritt häufig Verzweigung des Stammes auf, und zwar gibt es 2 Verzweigungsarten, erstens die dichotome, wie bei der in Fig. 497 abgebildeten *A. dichotoma* L. fil., *A. plicatilis, Bainesii* etc., welche nicht, wie bei *Yucca,* erst nach Ausbildung einer Infloreszenz auftritt, sondern lange bevor die Pflanze überhaupt blühfähig ist. Anders die Verzweigung bei *A. arborescens, caesia, ciliaris, distans* etc. Bei diesen wachsen die Stämmchen einfach in die Länge und bilden entweder an der Basis oder höher hinauf, besonders wenn die Hauptachse beschädigt ist, unregelmäßige oder etwas quirlige Seitensprosse, welche dichte Büsche bilden können, meistens aufstreben, aber auch, wie bei *A. pendens,* überhängen können. Einige Arten, wie die oft von Felsen herabhängenden Stämme von *A. distans*, können mehrere Meter lange Luftwurzeln bilden. Bis zur Blühbarkeit sind die

Stämme monopodial, dann wird der Sproßaufbau sympodial; die scheinbar seitlichen Blütensprosse stehen in der Tat terminal. Die Blattform ist bei den einzelnen Arten sehr verschieden. Die Blätter zeigen auch anatomisch viele ausgesprochen xerophytische Merkmale, welche bei BERGER

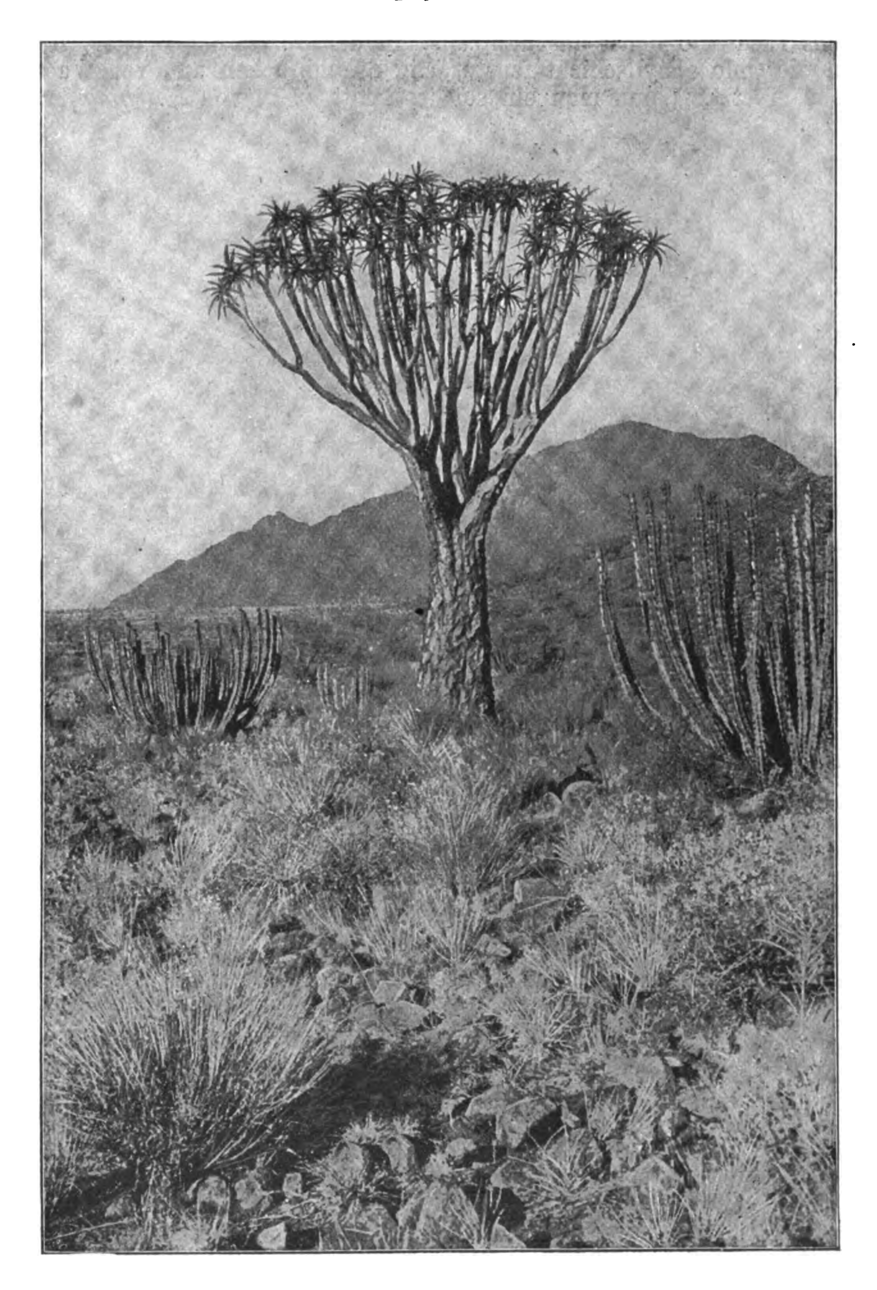


Fig. 497. Aloe dichotoma L. fil., nach ROHRBACH aus BERGER. A. dichotoma am Westabhang des Groß-Namalandes in Deutsch-Südwestafrika mit Euphorbia (virosa WILLD?).

nachzusehen sind. Bei vielen Arten dienen Flecke und Perlwarzen auf den Blättern als Schutz gegen das Licht, auch können manche Arten die Blattrosetten bei übermäßiger Beleuchtung schließen. Andere Arten, wie einige *Haworthia,* die vermutlich in der Natur an mehr oder weniger beschatteten, nicht zu trockenen Stellen vorkommen, besitzen ein Mittel, um das Licht möglichst auszunützen. An der Spitze der Blätter ist bei ihnen die Chlorophyllschicht fensterartig durchbrochen und von Wassergewebe ersetzt. Wenn man ein solches Blatt, z. B. von *H. cymbiformis*

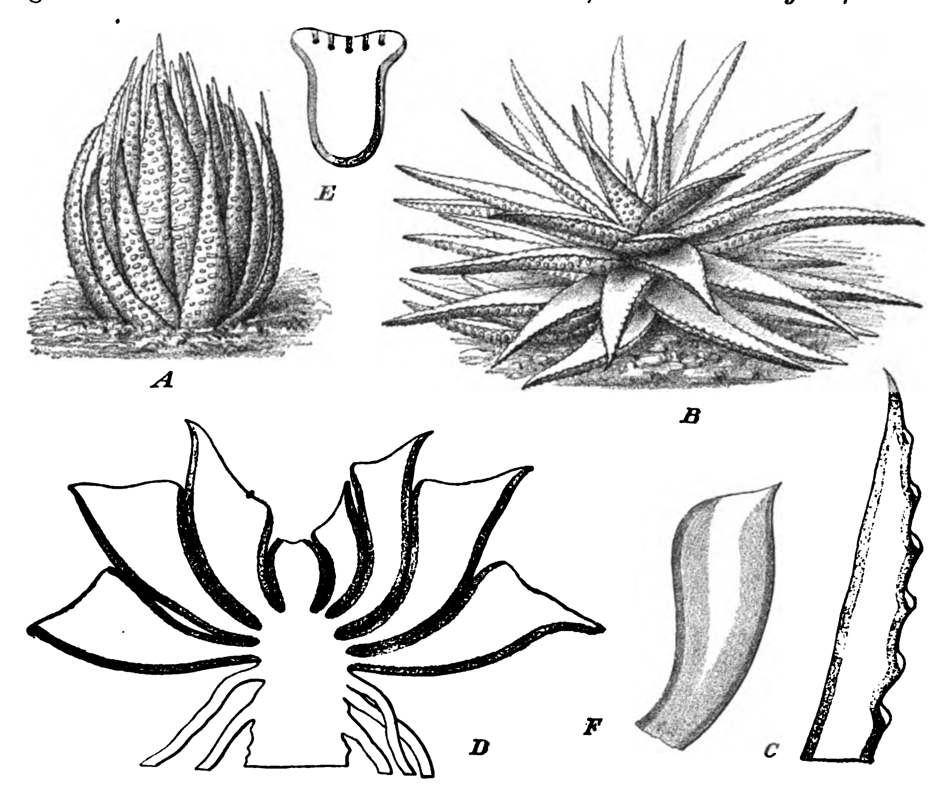


Fig. 498. I. Schutzmittel gegen das Licht. Haworthia fasciata HAW. A Rosette geschlossen in der Trockenheit. B Dieselbe während der feuchten Vegetationsperiode. C Längsschnitt durch ein Blatt, die Perlwarzen zeigend. II. Möglichste Ausnützung des Lichtes durch Fensterflecke. D Haworthia retusa HAW. Senkrechter Schnitt durch eine Rosette. E Querschnitt durch ein Blatt unter der Spitze. F Längsschnitt eines Blattes von Haworthia cymbiformis, die Lichtwirkung der Fensterflecke zeigend. A—E nach LANZA, F nach BERGER.

(Fig. 498 F), in der Mitte längs durchschneidet und gegen das Licht hält, wird man sofort bemerken, welcher Lichtstrom durch die Fensterflecke in das Innere fällt.

Die Infloreszenzen werden, wie bereits erwähnt, terminal angelegt, aber durch den Sproß des zunächst stehenden jungen Blattes zur Seite gedrückt. So erscheinen die Blütenstände wohl aus der Spitze der Rosetten, aber doch zwischen den Blättern. Es ist durch diese Lage bedingt, daß die Schäfte am Grunde zweischneidig sind. Sie sitzen überhaupt mit einer solch blattartig dünnen, zwischen Stamm und Blatt-

scheide eingeklemmten Basis auf, daß es wunderbar erscheint, wie oft so schwere Blütenstände sich darauf halten können. Die Blütenschäfte sind unverzweigt (z. B. *Kniphofia*), meistens aber verzweigt in solcher Weise, daß pyramidale oder ebensträußige Infloreszenzen, bisweilen auch armleuchterförmige entstehen.

Das Perianth ist sechsblätterig, röhrig, schwach zygomorph, frei oder verwachsen. Die 6 Stamina sind frei, der Pollen ist elliptisch. Das Ovar ist länglich oder rundlich, dreikantig bis zylindrisch und schwach sechsfurchig. Jedes der 3 Fächer enthält zwei Reihen horizontal übereinander gelegter, häufig zahlreicher Ovula. Die Furchen des Ovars scheiden reichlich Honig ab. Der endständige Griffel ist fadenförmig, hat eine winzige, kopfige Narbe und ist meistens so lang oder länger als die Staubblätter. Selbstbestäubung muß häufig vorkommen, ist aber nach BERGERS Beobachtungen in La Mortola immer erfolglos. Dort werden sie von Immen, in der Heimat wohl auch von Honigvögeln bestäubt; auch in La Mortola hat sich eine kleine Vogelart, eine schwarzköpfige Sylvia, daran gewöhnt, die *Aloe*-Blüten zu besuchen. Vielleicht sind es zunächst nur kleine Insekten, bald aber entschieden der Nektar, den diese Vögel suchen. Die Blüten der *Aloineae* sind fast stets protandrisch, *A. longistyla* aber proterogyn. Für Näheres über die Blütenbiologie siehe BERGER. Einen Eindruck der Blüten mag Fig. 499 geben.

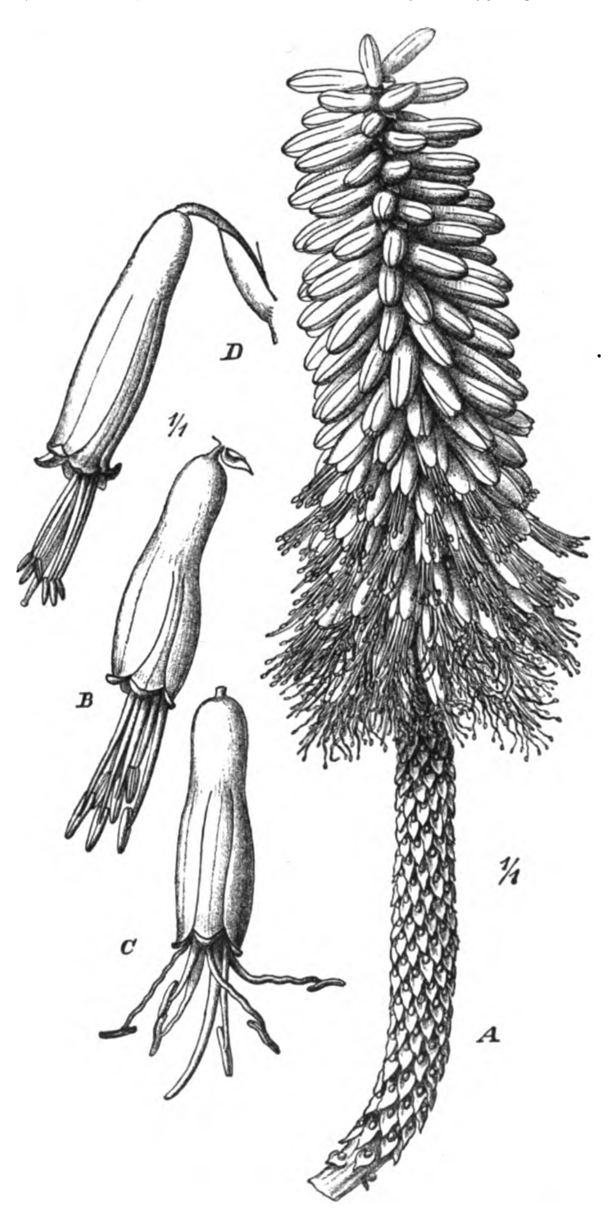


Fig. 499. Nach BERGER. A Blütenstand von **Aloe supralaevis** HAW. B Jüngere Blüte. C Aeltere Blüte aus demselben. D Blüte von **A. Salmdyckiana**.

Bastardierung kommt spontan so ausgiebig vor, daß jede Aussaat Mischlinge liefert, bigenerische Bastarde wurden künstlich erzogen. Die Frucht ist eine dreifächerige, fachspaltige Kapsel. Die verschiedenen Gattungen sind nahe verwandt, einen Versuch, sie phylogenetisch anzuordnen, macht BERGER; auf dessen höchst wichtige Arbeit nochmals verwiesen sei. Platzmangel zwingt uns, manches Interessante unerwähnt zu lassen.

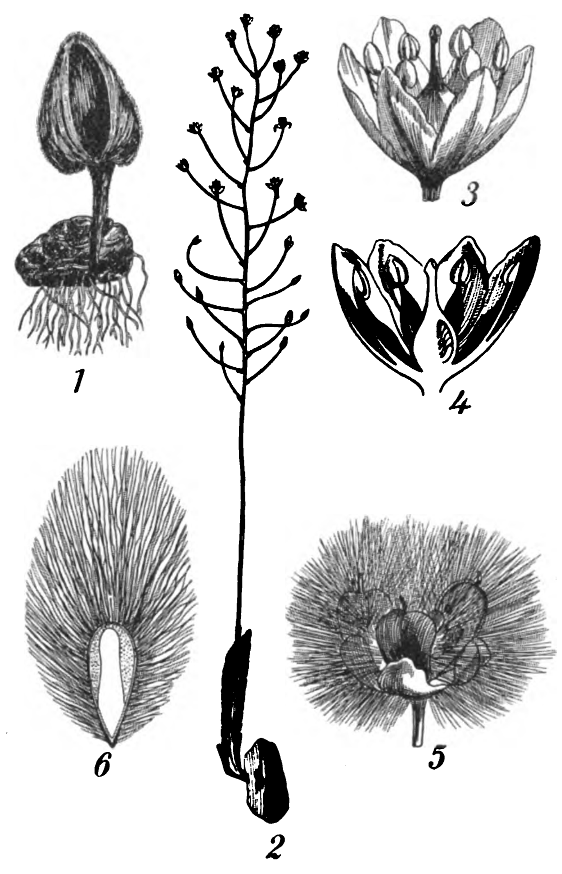


Fig. 500. Eriospermum. 1, 2 Eriospermum lanuginosum JACQ., nach JACQUIN. 1 Knolle mit Blatt. 2 Infloreszenz. 3—6 Eriospermum spec., nach BAILLON. 3 Blüte. 4 Selbige halbiert. 5 Aufgesprungene Frucht. 6 Same.

Mit den *Asphodelaceen* verwandt sind wohl auch die

Eriospermaceae

mit ähnlichem Blütenbau, aber noch höher hinauf verwachsenen Griffeln, so daß die Narbe nur undeutlich dreilappig ist, und mehreren Ovulis in den Fächern des Fruchtknotens, wodurch sie den *Aloinaceen* nahe stehen.

Hierher *Eriospermum* (Fig. 500) mit stark haarigem Samen aus Afrika, *Bowiea* und *Schizobasis,* ebenfalls afrikanisch. Vielleicht ließe sich auch *Herreria* hier anschließen, eine südamerikanische Liane.

Es lassen sich von den *Asphodelaceae* wohl weiter die

Johnsoniaceae

ableiten, von denen als Typus *Johnsonia* gelten mag, bei der ebenso wie bei den *Hemerocallaceae* eine Verwachsung der Perianthblätter an der Basis stattgefunden hat, so daß eine, hier aber noch sehr



Fig. 501. Johnsonia, nach Baillon. 1, 2 Habitus. 3 Längsschnitt der Blüte mit der strohschuppenartigen Braktee.

kurze Blütenröhre gebildet wird. Auch die Stamina sind hier in ihrem unteren verbreiterten Teile verwachsen, während ihre Zahl auf 3 reduziert ist. Der Griffel hat 3 sehr kleine Narbenlappen. Wie bei *Asphodelus,* hat jedes Fach zwei Ovula mit Arillarbildung. Die Blüten sind in strohschuppenartige Brakteen eingeschlossen (Fig. 501). Die *Johnsonien* sind rasenbildende Kräuter aus Südwestaustralien, mit basilären, zweizeiligen oder büscheligen, linearen Blättern und nacktem Blütenschaft, welche in einer oval-oblongen Aehre mit zahlreichen, die Blüten verbergenden strohschuppenartigen Brakteen stehen.

Nahe verwandt sind die australischen Gattungen *Arnocrinum, Stawellia, Sowerbaea, Bartlingia, Borya* und *Alania*, während vielleicht in diese Nähe auch der sonderbare *Aphyllanthes monspeliensis* des Mittelmeergebietes gehört, dessen Stellung aber noch sehr zweifelhaft ist.

Die Familie

Agapanthaceae

vermittelt meines Erachtens zwischen den *Asphodelaceae*, Unterfamilie *Hemerocallideae*, mit denen sie das Rhizom, und den Zwiebeln besitzenden *Alliaceen*, mit denen sie schon die von 2 Hochblättern umschlossene Scheindolde und zum Teil (*Tulbaghia*) den Lauchgeruch gemein haben. Wie bei den *Asphodelaceen - Hemerocallideae* ist das Perianth unten röhrenförmig verwachsen. Hierher *Agapanthus* und *Tulbaghia*, beide afrikanisch.



Fig. 502. Agapanthus. 1 Habitus nach dem Abfallen der die Scheindolde einschließenden Hochblätter. 2 Blüte, der Länge nach aufgeschlitzt.

Die

Alliaceae

sind durch Blüten in Scheindolden, die in der Jugend von 2, selten mehreren Hochblättern eingeschlossen sind, sowie durch den Besitz von Zwiebeln charakterisiert. Die Blätter können flach (*Allium ursinum*) oder, wie bei vielen *Allium*-Arten, röhrig sein. Die Blütenhülle chorioder syntepal. Stamina 6, bisweilen nur 3 fruchtbar, bisweilen mit verbreiterten und vereinigten Staubfäden. Fächer des Fruchtknotens mit mehreren Ovulis.

Außer *Allium* gehören zu den *Alliaceen: Bloomeria, Muilla, Hookera, Brevoortia, Stropholirion, Milla, Leucocoryne, Bessera, Hesperocallis* und *Tristagma*, alle Amerikaner. *Allium* zeigt mehrere bemerkenswerte Eigentümlichkeiten. Während in den meisten Fällen das Archespor im Nucellus zunächst eine primäre parietale Zelle (Tapetumzelle Strasburgers) und eine primäre sporogene Zelle bildet, wird diese parietale Zelle bei *Allium* nicht gebildet. Darüber sagen Coulter und Chamber-

LAIN: „Bei den Monokotylen findet die Unterdrückung des parietalen Gewebes bei allen höheren Familien statt .... bei den *Gramineen* hat *Avena fatua* nach CANNON keine parietale Zelle, aber bei anderen *Gramineen* ist eine solche bekannt, bildet sogar bei *Triticum* (KOERNICKE) ein ausgiebiges Gewebe. Bei den *Commelinaceen* kommt nach GUIGNARD keine parietale Zelle bei *Commelina stricta* vor, während eine solche von STRASBURGER bei *Tradescantia virginica* abgebildet wird. Bei den *Liliaceen* haben *Allium, Hemerocallis, Lilium, Erythronium* und *Tricyrtis* keine parietale Zelle, wohl aber *Convallaria, Funkia, Scilla, Ornithogalum, Trillium* und *Yucca*. Bei den *Iridaceen* liegen nur Angaben über *Sisyrinchium iridifolium* (STRASBURGER) und *Iris stylosa* (GUIGNARD) vor, die beide eine parietale Zelle haben. Bei *Canna indica* findet GUIGNARD bisweilen eine parietale Zelle, bisweilen nicht, während WIEGAND stets ein ausgiebiges parietales Gewebe antraf und HUMPHREY die anderen *Scitamineen* als Besitzer eines parietalen Gewebes beschreibt. Bei den *Orchideen* ist das Fehlen einer parietalen Zelle lange bei *Gymnadenia canopsea* (STRASBURGER) und *Orchis pallens* (GOEBEL) beschrieben, aber DUMÉE beschreibt bei allen von ihm untersuchten Gattungen und Arten parietale Zellen.“



Fig. 503. Allium. 1—6 Allium ursinum. 1 Habitus. 2 Blüte. 3 Stamen und Perianthblatt. 4 Androeceum. 5 Gynoeceum. 6 Selbiges halbiert. 7—9 Allium Porrum. 7 Habitus. 8 Teil einer jungen Infloreszenz. 9 Blüte. 10—12 Allium, nach BAILLON. 10 Blüte. 11 Selbige nach Entfernung des äußeren Perianthkreises. 12 Gynoeceum im Längsschnitt.

Diese Unterdrückung der parietalen Zelle hat aber keinen systematischen Wert, die *Archichlamydeae* zeigen etwa dasselbe wie die Monokotylen, bei den *Ranunculaceen* ist sie fast stets verschwunden und bei den *Sympetalen* scheint sie ausnahmslos vorzukommen, hingegen ist unter den Leguminosen *Orobus angustifolius* die einzige bis jetzt beobachtete Art ohne parietale Zelle.

Die Zahl der Chromosomen beträgt bei *Allium*, wie es scheint, immer 8 in der x- und 16 in der 2x-Generation, diese Zahlen wurden, wenigstens bei *Allium Ursinum, Allium Cepa* und *Allium fistulosum* angetroffen. Beim Wachstum des Embryosackes wird bei *Allium* nicht nur der ganze Nucellus zerstört, sondern auch das Integument in die Zerstörung einbezogen, wie bei gewissen *Orchideen* und *Astilbe*.

Allium odorum zeigt einen bemerkenswerten Fall von Polyembryonie, dessen Beschreibung ich ebenfalls COULTER und CHAMBERLAIN entnehme. 1895 beschrieb TRETJAKOW 1 bis 3 aus den Antipoden gebildete Embryonen neben einen normalen Embryo aus der befruchteten Eizelle und bisweilen noch einen aus einer Synergide entstandenen Embryo. Bei derselben Art beschrieb HEGELMAIER in einem Embryosack 5 Embryonen, 1 normalen, 1 von einer Synergide, 2 von Antipodenzellen und 1 vom inneren Integument gebildeten. Andere *Allium*-Arten zeigen diese Eigentümlichkeit nicht, weder bei *A. fistulosum* noch bei *A. ursinum, A. cernuum, A. tricoccum* oder *A. canadense* konnten Extraembryonen gefunden werden. Bei *Najas major* beschreibt GUIGNARD Entstehung eines Extraembryos aus einer befruchteten Synergide.

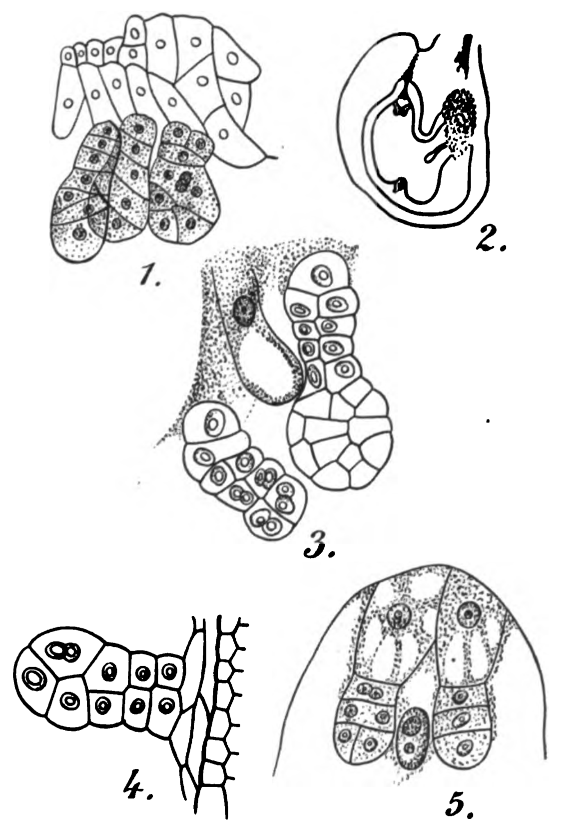


Fig. 504. Allium odorum, 1 nach TRETJAKOW, 2—4 nach HEGELMAIER. 1 Drei Embryonen, aus den drei Antipoden entstanden. 2 Schnitt eines Ovulums mit 4 Embryonen, 1 vom Ei, 1 von einer Synergide, 1 von einer Antipode und 1 von der Wand gebildet. 3 Zwei Embryonen, 1 vom Ei und 1 von einer Synergide gebildet. 4 Embryo vom inneren Integument gebildet, die stärkere Linie gibt die Grenze vom äußeren Integument an. 5 Najas major, nach GUIGNARD. Zwei Embryonen, der eine vom befruchteten Ei, der andere von einer befruchteten Synergide gebildet, indem ein Spermakern mit dem Kern der Synergide, statt mit dem Polarkerne verschmilzt. Zwischen den beiden Embryonen der Endospermkern.

Eine überaus interessante Familie ist die der

Gilliesiaceae.

Hierher die Gattung

Gilliesia,

von welcher BAILLON sagt: „Die *Gilliesien*, welche nach einigen den *Alliaceen* angehören, nach anderen den Typus einer gesonderten Familie

bilden, haben zygomorphe hermaphrodite Blüten mit konvexem Receptaculum. Das persistierende Perianth besteht aus 6 Blättern, in zwei Kreisen, welche membranös, vielnervig, ungleich sind und imbrikate Knospenlage haben. Das mediane Petalum kann stark reduziert oder gar verschwunden sein. Innerhalb des Perianths findet sich ein in 3 oder mehrere Zähne zerschnittener Kragen, der von BAILLON als eine Verdoppelung des Perianths aufgefaßt wird, von anderen als Staminodialbildung. Das Androeceum ist monadelphisch und hat die Form eines schiefen fleischigen Sackes, der nach hinten offen ist. Oben an der Innenseite sind die Filamente auf kurze Entfernung frei. Nur 3 der Stamina, 1 medianes und 2 laterale, haben eine kurze dorsifixe Anthere, die drei anderen sind Staminodien.

Das Gynoeceum ist vom gewöhnlichen *Liliaceen*-Typus und hat einen kurzen Griffel mit dreilappiger Narbe. Die Frucht ist eine membranöse lokulizide Kapsel. Die Blüte weist eine gewisse Annäherung an die der *Orchideen* auf und zeigt wohl, daß sich



Fig. 505. **Gilliesia graminifolia**, 1—5 nach ENGLER, 6—10 nach BAILLON. 1 Blüte von vorn, die 5 Perianthblätter abgeschnitten (das 6. fehlt), um die Sporophyllen herum mehrere Schüppchen oder einen zerschlitzten Kragen, der von BAILLON als Dedoublierung des Perianths aufgefaßt wird. 2 Blüte von der Seite, das monadelphische sackförmige Androeceum zeigend. 3 Das sackförmige Androeceum mit 2 seitlichen Schüppchen. 4 Aufgesprungene Frucht. 5 Frucht im Querschnitt. 6 Blüte von der Seite. 7 Selbige halbiert. 8 Frucht. 9 Same. 10 Selbiger im Längsschnitt.

aus den *Liliaceen* zygomorphe Blüten, wie die der *Orchideen*, entwickelt haben können; mehr will der Strich, welcher beide im Stammbaum verbindet, nicht besagen.

Außer *Gilliesia* gehören hierher *Trichlora, Erinna, Solaria, Miersia, Gethyum, Ancrumia*, alle sind südamerikanisch.

Zwischen den *Alliaceen* und den

Tulipaceen

bestehen entschieden gewisse Beziehungen, wie am besten daraus hervorgeht, daß ENGLER *Gagea* zu den *Alliaceen* stellt, BAILLON sie einfach

mit *Tulipa* verbindet, andererseits aber hat *Tulipa* wenigstens, nur noch eben synkarpe Karpelle, und die sämtlichen *Tulipaceae* haben vollkommen freiblätterige Perianthe, weswegen ich glaube, daß es wohl besser ist, ihnen einen tieferen Ursprung zuzuschreiben. Ich möchte sie deswegen an die *Melanthiaceae* anschließen.

Die Gattung *Tulipa* hat regelmäßige Blüten mit glocken- oder halb trichterförmigem Perianth, das bald abfällt, 6 freie Stamina und ein dreieckiges synkarpes Ovarium, an dem jedes Karpell noch eine kurze Narbe hat. Daß die Karpelle noch kaum synkarp sind, zeigt das Gynoeceum auf den ersten Blick.

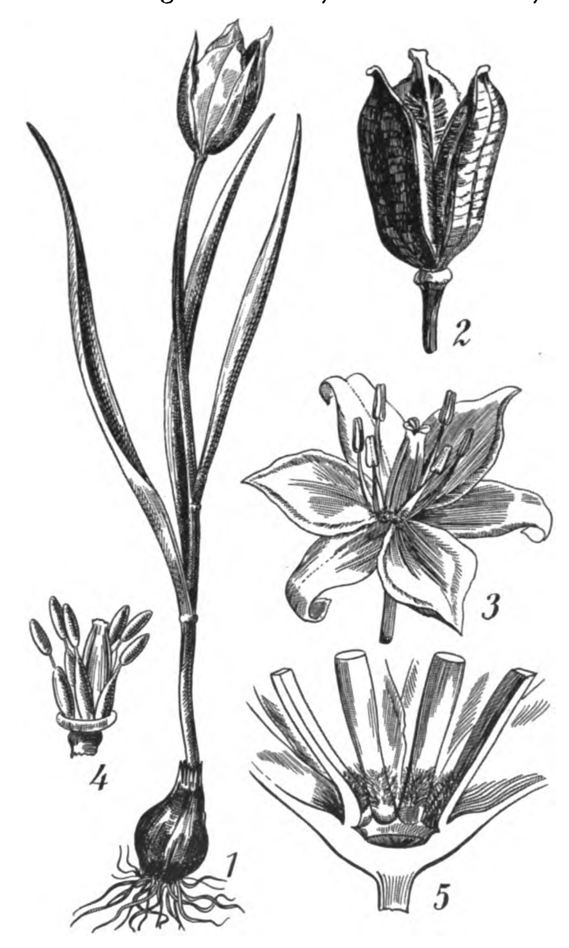


Fig. 506. Tulipa silvestris, nach BAILLON. 1 Habitus. 2 Frucht. 3 Blüte. 4 Selbige nach Entfernung des Perianths. 5 Basis der Stamina in der halbierten Blüte.

Sehr interessante Sachen über die Geschichte unserer Tulpen teilt SOLMS-LAUBACH, dem folgendes entliehen ist, in seinem Buch „Weizen und Tulpe und deren Geschichte“, Leipzig, A. Felix, 1899, mit.

Er bestätigt darin die Ansicht LEVIERS, wonach eine *Tulipa Gesneriana,* wie die Gartentulpe vielfach genannt wird, überhaupt als Species gar nicht existiert. Dieser Name ist eben nichts als ein Sammelbegriff für zahlreiche, in den Gärten kultivierte Tulpensorten unbekannter Herkunft, wie wir sie aus der Hand der Türken erhielten. Im Jahre 1554 sah AUGERIUS GHISLENIUS BUSBEQUIUS, Gesandter Kaiser Ferdinands I. beim Sultan, in dessen Garten zwischen Adrianopel und Konstantinopel zum ersten Male die Tulpe. Schon 1559 sah C. GESNER in Augsburg die erste Gartentulpe in Europa, welche dort aus Samen erwachsen war. Der Same mag von BUSBEQUIUS geschickt sein. 1573 erhielt CLUSIUS in Wien von BUSBEQUIUS, mit dem er dort zusammentraf, Samen der Tulpe, es sollen jedoch schon 1570 Tulpen in Mecheln gewesen sein. Jedenfalls wurde die Gartentulpe im 16. Jahrhundert aus der Türkei eingeführt. Da erhebt sich denn die Frage, woher die Türken ihre Kulturtulpen bezogen haben, ob eine wildwachsende Stammform der Gartentulpe nachweisbar ist, und welche der im Vaterlande

bekannt gewordenen Arten als solche bezeichnet werden darf. REGEL und BAKER haben gemeint, dies tun zu können, LEVIER hat aber nachgewiesen, daß es unmöglich ist, unter allen den vielen in Zentral- und Westasien wachsenden wilden Tulpen die Stammform unserer Gartentulpe nachzuweisen. SOLMS meint denn auch sagen zu können: „Es stellt sich heraus, daß die Gartentulpen die variablen Nachkommen alter Kreuzungen zwischen nicht näher bestimmbaren asiatischen Species der Gattung darstellen. Was nun die sogenannten Wildtulpen Europas betrifft, so müssen wir zwischen den gelbblühenden Arten, welche sich um *Tulipa silvestris* gruppieren, und zwischen den rotblühenden unterscheiden. Die gelben sind *T. australis* (*T. celsiana* DC., *T. transtagana* BROT., *T. fragrans* MUNBY), *T. Grisebachiana* PANTOCSEK, *T. Biebersteiniana*; *T. silvestris* und *T. orphanidea* BOISS., letztere gelb mit purpurnen Basalflecken. Alle diese Arten sind seit uralten Zeiten wild im Mittelmeergebiete, die jetzige große Verbreitung der *Tulipa silvestris* nach Norden hin geschah nachweislich in der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts durch Entschlüpfen aus den botanischen und Liebhabergärten der betreffenden Länder, wo die *Tulipa silvestris* in jener Zeit, wo die Tulpe in solchem Grade Modeblume war, daß ein jeder suchte ein möglichst vollzähliges Sortiment zusammenzustellen, allgemein kultiviert wurde.

Die gelben Tulpen sind demnach Europäer, sie sind einheimisch im Mittelmeergebiete, weiter nach Norden verwildert.

Rotblühende Tulpen kamen aber in Europa vor dem 16. Jahrhundert nicht vor. Die roten Tulpen muß man nun wieder in zwei Gruppen zerlegen, die Palaeo- oder Alttulpen, welche im 17. Jahrhundert aus ihrer Heimat, dem Orient, importiert wurden und im 18. Jahrhundert ähnlich wie *Tulipa silvestris* verwilderten, und in die Neo- oder Neutulpen, welche plötzlich und unvermittelt im 19. Jahrhundert auftreten, ohne daß über ihre Herkunft irgendwelche literarische Daten vorlägen.

Die Alttulpen sind nun reine, aus dem Orient gekommene Arten. Es sind: 1) *T. Clusiana* DC., welche 1606 aus Konstantinopel nach Florenz kam. 2) *T. oculis soli* ST. ALMANS, welche schon zu CLUSIUS' Zeiten in Holland eingeführt worden war. 3) *Tulipa praecox* TEN. aus Syrien und jetzt in Italien die häufigste aller rotblühenden Feldtulpen.

Die Neutulpen lassen sich hingegen der Regel nach mit orientalischen Arten durchaus nicht identifizieren, sie sind nach SOLMS Abkömmlinge der Gartentulpen, also Abkömmlinge von Hybriden, die verwildert sind, und ihr häufiges Neuauftreten ist der geringen Konstanz der Vererbung bei der Fortpflanzung mittels Samen, vielleicht auch gegebenenfalls der Sportbildung zur Last zu legen.

Eine sehr eigentümliche Eigenschaft der Gartentulpen, das sogenannte Parangonieren oder Brechen der Tulpen, soll hier erwähnt werden. In Holland und Frankreich hat man im 17. und 18. Jahrhundert, in England noch im Anfang des 19. sehr viele Tulpen aus Samen gezogen, um neue Formen zu erhalten.

Aus solchen Saaten gehen, wohl des hybriden Ursprunges wegen, sehr verschiedene, aber gewöhnlich einfarbig, nicht bunt blühende Tulpen auf. Insoweit wäre die Aussaat ein Fehler, da die buntblühenden Tulpen für die besten gehalten werden. Nun behaupten aber die Züchter, daß, wenn man die einfarbigen sogenannten Couleurs oder Expektanten weiter kultiviert, viele davon mit der Zeit ihre Farbe verändern, schön bunt werden und neue gute Sorten ergeben. Das kann nach 2 oder

3 Jahren erfolgen, kann aber auch in einzelnen Fällen viel später auftreten. Nun gibt es unter diesen Expektanten solche, welche leicht, und andere, welche überhaupt nicht oder nur schlecht parangonieren. So z. B. sollen es diejenigen, die am Grund der Blumenblätter einen schwarzen Fleck nach Art von *T. praecox* oder *T. oculis solis* zeigen, niemals tun, und gute Panachierungen sollen nur von solchen Pflanzen erwartet werden dürfen, bei welchen der weiße, gelbe oder blaue Nagelfleck der Blumenblätter scharf gegen die übrige Grundfarbe abgesetzt erscheint.

Inwieweit diese Angaben zuverlässig sind, das müßte, sagt Solms, im einzelnen durch erneute Experimente geprüft werden, daß sie aber, in den Grundzügen wenigstens, zutreffen, fährt er fort, davon habe ich mich durch die Liebenswürdigkeit der Herren Krelage in Haarlem überzeugen können. „Ich erfuhr zunächst, daß Züchtung von Tulpen aus Samen heute in den holländischen Etablissements wohl kaum mehr vorkomme, daß man aber überall genügende Vorräte einfarbiger Sorten besitze, die in gewöhnlicher Weise durch Seitenzwiebeln vermehrt werden, und daß unter diesen hier und da, besonders bei gewissen Sorten, neue panachierte Pflanzen durch Parangonieren auftreten."

Dieses Parangonieren gehört nach Solms in die Kategorie der Knospenvariation, sie verdient aber zumal deswegen besondere Beachtung und Untersuchung, weil behauptet wird, daß die Expektanten in den ersten Jahren ihres Lebens weit mehr parangonieren sollen als in höherem Alter. Möglicherweise weil dann ihre Komponenten (sind sie doch hybriden Ursprungs) noch nicht aneinander gewöhnt sind und leichter vegetativ spalten. Ich möchte nämlich dies nicht als reine Knospenvariation, sondern als eine vegetative Segregation auffassen. Selbstverständlich kommen viele andere Knospenvariationen bei den Gartentulpen vor. Die wichtigste ist die, welche man in Holland „dieven" (Diebe) nennt, d. h. ein Rückschlag zu Formen mit schmalen und meistens einfarbigen Blumenblättern. Diese Diebe, wenn sie einmal aufgetreten sind, bleiben konstant. Sie sind weiter dadurch charakterisiert, daß sie sehr dazu neigen, Senker (holl. zinkers, engl. droppers) zu bilden.

Diese Senker sind eigentümliche Ausläufer, welche auch bei erwachsenen Tulpenzwiebeln auftreten können, ein normales Vorkommen aber bei Sämlingen sind. Eine Sämling-Gartentulpe blüht während etwa 6 Jahren nicht, sondern bildet jedes Jahr ein einfaches Laubblatt über dem Boden und einen Senker oder Ausläufer, welcher die junge Zwiebel tiefer in den Boden bringt, wohl um sie gegen Frost usw. zu schützen. Dies geht so lange weiter, bis die jungen Zwiebeln dasjenige Niveau erreicht haben, das ihnen am besten paßt. Daß eine ganze Anzahl Pflanzen mittels sehr verschiedener Mittel, wie kontraktile Wurzeln, Krümmung von Rhizomen, Verlängerung von Internodien usw., im stande sind, diejenige Tiefe im Boden zu behaupten, resp. zu erreichen, welche ihnen am besten paßt, bewies Massart in seinem interessanten Aufsatz: „Comment les plantes vivaces maintiennent leur niveau souterrain", Bull. de la Soc. Roy. Bot. de Belgique, T. 41, 1902, 3, durch Kulturversuche mit etwa 200 perennierenden Pflanzen, welche zum Teil in der richtigen Tiefe, zum Teil zu tief oder zu flach eingepflanzt wurden.

Die Senker oder Ausläufer sind bisweilen sehr lange (Miss Robertson sah einen von über 23 cm Länge) weiße zylindrische Gebilde, welche an ihrer Spitze eine Zwiebel bilden.

Ein solcher Ausläufer entsteht unterwärts als Verlängerung des Laubblattes und tritt aus der Zwiebel heraus, indem er die umschließenden Zwiebelschalen durchbohrt. Wie bei einer Wurzel ist sein Wachstum in einiger Entfernung der Spitze am stärksten. Auf einem Längsschnitt sieht man (ROBERTSON, The Droppers of Tulipa and Erythronium, Ann. of Bot., Vol. 20, p. 432), daß der Ausläufer nicht massiv, sondern eine Röhre ist, welche in ihrer angeschwollenen Spitze eine kleine Zwiebel trägt. Da selbstverständlich eine Zwiebel nicht an einer

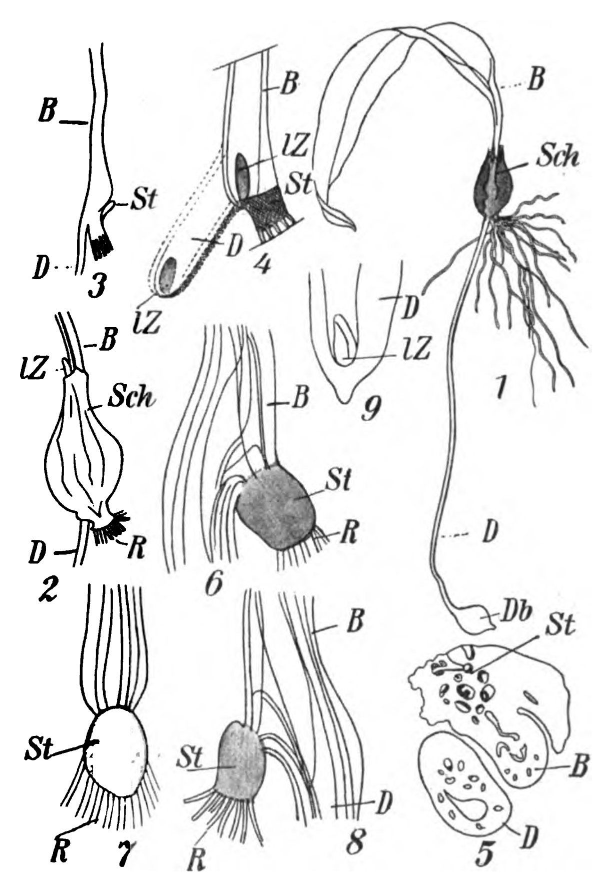


Fig. 507. „Senker" oder „droppers" bei Tulipa saxatilis, nach Miss ROBERTSON. B Laubblatt, D Senker, lZ laterale Zwiebel, Sch Zwiebelschuppe, St Stengel, R Wurzel, Db Spitze des Senkers, in dessem Innern die laterale Zwiebel steht. 1 Ganze, nicht blühende Pflanze. 2 Zwiebel derselben nach Entfernung der äußeren Zwiebelschuppe. 3 Idem, nach Entfernung der inneren Zwiebelschuppe und der lateralen Zwiebel, die Kontinuität von Laubblatt (B) und Senker (D) zeigend. 4 Diagramm zur Illustration der Entstehung des Senkers durch Invagination der röhrigen Basis des Laubblattes (B), welche an der einen Seite mit einem Auswuchs des Stengels verwächst. Stengel arciert. 5 Querschnitt durch Stengel (St), Laubblatt (B) und Senker (D). 6, 7, 8 Drei Ansichten der Uebergangszone zwischen Laubblatt und Senker durchsichtig gemacht in Karbolsäure. Fünf Nerven an der Seite der Mittelrippe des Blattes begeben sich direkt in den Stengel, und 4 Nerven an der Scheidenseite begeben sich direkt in die abaxiale Seite des Senkers. Der 5. Nerv an der Scheidenseite des Blattes verbindet sich mit einem Bündel des Stengels und setzt sich nicht bis in den Senker fort. Einige Nerven kommen direkt vom Stengel und steigen hinab in den Rücken des Senkers, der auch zum Teil versehen wird durch Zweige der 5 Hauptblattnerven. 9 Spitze eines Senkers in Karbolsäure.

Blattspitze gebildet werden kann, ist es am einfachsten, mit IRMISCH anzunehmen, daß der Ausläufer zum Teil aus Stengel-, zum Teil aus Blattgewebe besteht, wie die schematische Fig. 507, 4 angibt, eine Meinung, welche Miss ROBERTSON durch die Anatomie bestätigen konnte, indem ein Teil der Gefäßbündel des Ausläufers in dem Laubblatt ihren Ursprung nimmt, ein Teil in der Zwiebelachse (Fig. 507, 6). Auch sieht man auf dem Querschnitt an der adaxialen Seite (Fig. 507, 5) im Ausläufer die Bündel, wie im Stamm, im Kreise angeordnet.

Die alte Zwiebel sendet, bevor sie verschrumpft, ihre Reservesubstanz in die junge Zwiebel an der Spitze des Senkers, der Senker selber zerstückelt, wenn er seine Funktion des Hinzuleitens der Nahrung zu der jungen Zwiebel erfüllt hat, und die Tulpe hat ein tieferes Niveau als im vorigen Jahre erreicht. Nahe mit *Tulipa* verwandt sind *Lilium, Erythronium, Lloydia* und *Calochortus*.

Tulipa ist interessant wegen der verschiedenen Keimungsgeschichte des Embryosackes bei den verschiedenen Arten. Während die Gartentulpen, nach GUIGNARD (unter dem Namen *T. Gesneriana*) eine ganz normale Keimungsgeschichte zeigen, die nur deswegen schwer nachzuweisen ist, weil die Gartentulpen wohl als wahrscheinliche Arthybriden, in hohem Grade steril sind und dies auch bei künstlicher Bestäubung, zeigen die reinen Arten *T. celsiana* und *T. sylvestris* mehrere Eigentümlichkeiten. Die Abweichung besteht darin, daß ein eigentliches zellulares Gewebe nie im Embryosack entsteht, weder ein richtiger Eiapparat, noch ausgebildete Antipoden werden gebildet, und es findet, es sei dies ohne eine Homologie statuieren zu wollen, gesagt, wie bei *Gnetum*, eine Befruchtung freier Kerne statt.

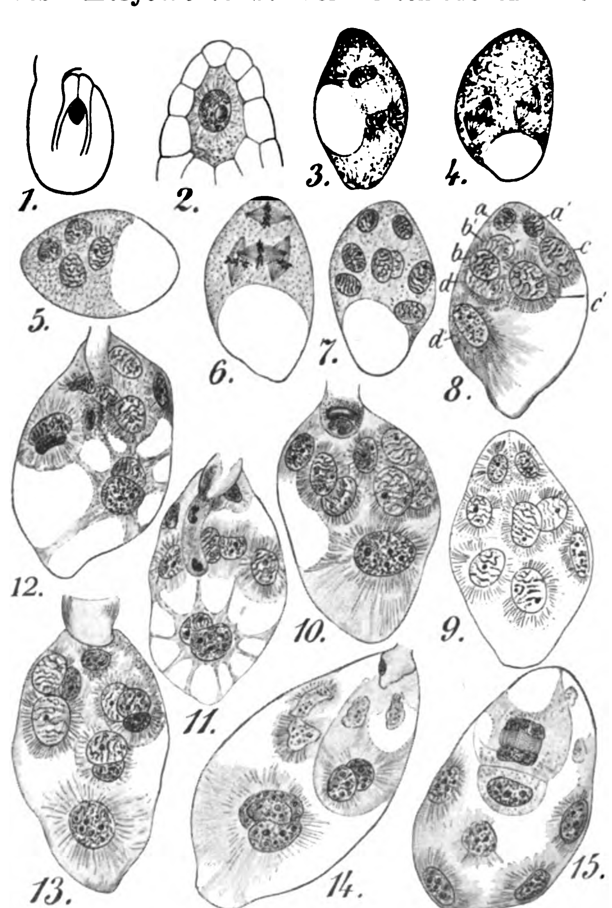


Fig. 508. 1—7 und 11 **Tulipa Celsiana**, alle anderen **T. sylvestris**, nach GUIGNARD. 1 Längsschnitt des Ovulums mit Embryosack an der Spitze des Nucellus. 2 Spitze des Nucellus mit dem jungen Embryosack. 3—6 Kernteilung im Embryosack. 7 Achtkerniges Stadium. 8 Erwachsener Embryosack. a, a', b, b', c, c', d, d' geben an, welche Kerne Schwestern sind. 9 Idem mit deutlicher differenziertem Plasma um die Kerne herum. 10 Eindringen des Pollenschlauches; in dessen Spitze die beiden Spermakerne. 11 Uebertritt der Spermakerne. 12 Späteres Stadium, links Verschmelzung von Eikern und Spermakern, der andere Spermakern noch frei. 13 Beide Spermakerne (rechts) haben mit einem Embryosackkern kopuliert. 14 Das von einer Membran umgebene Ei zeigt Eikern und Spermakern in Kopulation, unten Verschmelzung zweier Embryosackkerne mit einem Spermakern. 15 Embryobildung.

Auch die typische Polarstellung im 8-kernigen Stadium, in welchem sich bei den üblichen *Angiospermen* 4 Kerne (zur Bildung des Eiapparates + Polkern) am mikropylären Ende, 4 zur Bildung der Antipoden + Pol-

kern am gegenüberliegenden Ende des Embryosackes einstellen, unterbleibt bei *T. celsiana* und *T. sylvestris*.

Von den 8 auch bei diesen Arten gebildeten Kernen unterscheiden sich nur 3 von den anderen durch sichtbare Merkmale. Von diesen sind 2 kleiner als die anderen und scheinbar chromatinreicher, weil das Netz dichter zusammengedrückt ist; sie befinden sich an der Spitze des Embryosackes und sind als Synergidenkerne aufzufassen (Fig. 508, 9). Der dritte, welcher sich im unteren Ende der Makrospore befindet, kann verschiedene Größe haben, ist aber stets durch seine feineren und mehr kondensierten Chromatinelemente, sowie durch seine in der Mehrzahl vorhandenen Nukleolen kenntlich. GUIGNARD nennt diesen den Basilarkern, von dem er sagt, daß er die Rolle des unteren Polkernes übernimmt. Die 5 übrigen nennt er Zentralkerne, und es läßt sich unter ihnen der obere Polkern nicht unterscheiden. Wenn auch jeder Kern sein eigenes plasmatisches Gebiet hat, wie sich GUIGNARD ausdrückt, welches von einer körnigen Kontur begrenzt wird, so bildet sich doch keine eigentliche Membran um sein Protoplasma. Sogar im Moment des Eindringens des Pollenschlauches ist weder der Eikern noch der obere Polkern kenntlich.

Der Basilarkern verschmilzt meistens erst in dem Augenblicke, wenn der Pollenschlauch in den Nucellus eingedrungen ist, mit einem der Zentralkerne, der sich dadurch als oberer Polkern verrät, und mit dem 2. Spermakern (Fig. 508, 14), während der 1. Spermakern mit dem Eikern verschmilzt, es findet also doppelte Befruchtung statt.

Bei *Lilium* ist, wie gesagt, die Keimungsgeschichte des Embryosackes normal. Interessant ist *Lilium*, weil es die einzige Monokotyle ist (bei *Gymnospermen* und *Dikotylen* sind viele Fälle bekannt) bei der mit Sicherheit das Vorkommen von mehr als einer Archesporzelle bekannt geworden ist (vergl. Miss FERGUSON, Two Embryosack Mother Cells in Lilium longiflorum, Bot. Gaz., Vol. 43, 1907, p. 418). Bei *Erythronium* (SCHAFFNER, A Contribution to the Life-History and Cytology of Erythronium, Bot. Gaz., Vol. 31, p. 369) stellen sich die Kerne im Embryosack wieder polar, und es scheint die gewöhnliche Ausbildung von Eiapparat, Antipoden und Polkernen stattzufinden. Ueber *Lloydia* und *Calochortus* ist meines Wissens in dieser Hinsicht nichts bekannt. Die *Tulipaceae* sind ihrer deutlichen und großen Chromosomen wegen oft Untersuchungsobjekte für die Details der Kernteilung, sowohl der normalen wie der Reduktionsteilung gewesen, doch kann darauf hier nicht eingegangen werden.

Die

Scillaceae

unterscheiden sich von den *Tulipaceen* durch die nicht beblätterte Infloreszenzachse, die meistens größere Zahl der Blüten und die Verwachsung der Perianthblätter zu einer mehr oder weniger langen Röhre. Sie sind wohl aus *Asphodelaceae* hervorgegangen, Arten wie *Scilla maritima* stehen *Asphodelus* wohl sehr nahe.

BAILLON charakterisiert die Gruppe folgendermaßen: „Blüten regelmäßig oder häufiger unregelmäßig bis sehr unregelmäßig (*Daubenya*, eine afrikanische Gattung), mit einem Perianth, mit einer mehr oder weniger langen, bisweilen kurzen Röhre (*Albuca* ist sogar ganz choritepal), Androeceum meistens regelmäßig. Frucht eine Kapsel.“

Perennierende Kräuter mit tunikaten Zwiebeln und meistens trauben-, selten ährenförmigen Infloreszenzen, mit nacktem Stiel, jede Blüte in

der Achsel einer Braktee. Hierher: *Albuca, Urginea, Galtonia, Drimia, Rhadamanthus, Dipcadi, Litanthus, Scilla, Camassia, Eucomis, Ornithogalum, Drimiopsis, Chionodoxa, Puschkinia, Hyacinthus, Muscari, Rhodocadon, Veltheimia, Lachenalia, Polyxena, Whiteheadia, Massonia* und *Daubenya.*

Von diesen ist zunächst *Scilla* interessant, weil von den aus den Makrosporenmutterzellen gebildeten Makrosporen die äußere statt der inneren funktioniert; darüber sagen Coulter und Chamberlain, l. c. p. 84:

„Die bekannten Ausnahmen des Funktionierens der am meisten nach innen gelegenen Megaspore sind so gering an der Zahl, daß sie spezielle Erwähnung verdienen, da sie möglicherweise auf irgendeiner eigentümlichen Bedingung beruhen (as possibly indicating some peculiar condition).

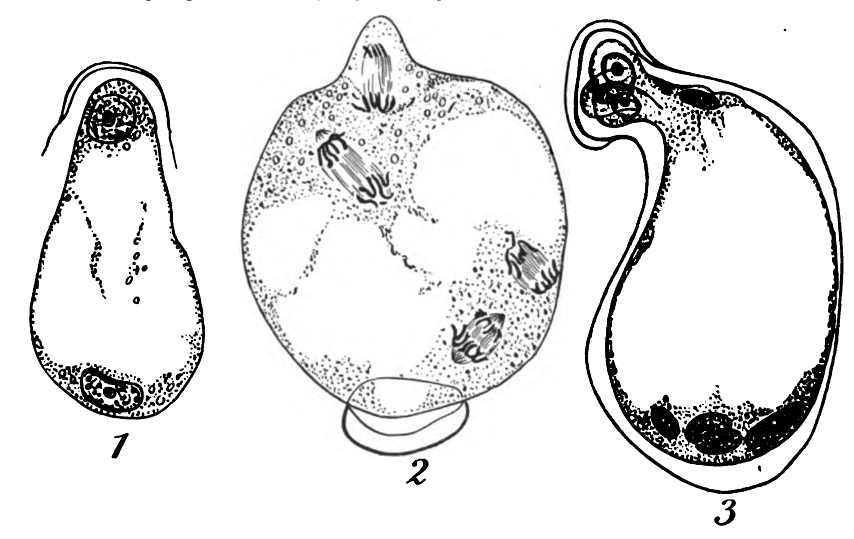


Fig. 509. Hyacinthus orientalis. Abnormale Keimung von Mikrosporen in petaloiden Antheren. 1 Die Mikrospore hat einen deutlich Polarität zeigenden Schlauch gebildet. 2 Ein kurzer Pollenschlauch, in der Form eines Embryosackes, im Augenblicke der dritten Kernteilung. 3 Späteres Stadium mit 4 Kernen an jedem Ende.

Diese Ausnahmen sind unter den Monokotylen nur *Scilla (Agraphis)* und *Dieffenbachia;* bei den *Archichlamydeae Juglans cordiformis,* während sonst nur *Rosa, Stellaria Holostea, Eryobotrya, Acacia* und *Loranthus,* sowie gewisse *Azaleaceae* diese Ausnahmen bilden und bei den Sympetalen nur *Trapella* die Ausnahme macht. Weitere Beispiele sind *Asclepias tuberosa, Salvia pratensis, Pyrethrum (?),* während in Fällen, in welchen mehr als eine Makrosporenmutterzelle vorhanden ist, 2 oder mehrere Megasporen nicht nur keimen, sondern sogar das Befruchtungsstadium erreichen können, wenn auch fast immer ein Embryosack den Sieg davonträgt."

Camassia ist deswegen besonders interessant, weil Strasburger bei *C. Fraseri* bisweilen 4 männliche Kerne fand. *Ornithogalum* ist bemerkenswert wegen seiner großen persistierenden Antipodenzellen, während sonst die Antipoden bei den *Liliaceen* ephemer sind wie bei vielen Monokotylen, z. B. bei *Typhaceae, Naiadaceae (Potamogeton), Alismataceae, Pontederiaceae, Scitamineae* und *Orchideae;* diese Eigenschaft teilen diese Monokotylen aber mit vielen Dikotylen. Auch ist *Ornitho-*

galum nutans bemerkenswert dadurch, daß sich bei ihm nur eine Synergide bildet wie bei *Santalum, Gomphrena* und *Loranthus*.

Hyacinthus bietet eine ganz bemerkenswerte Eigentümlichkeit. Nemec (Ueber den Pollen der petaloiden Antheren von Hyacinthus orientalis, Bull. Int. Acad. Sci. Bohême, 1898) beschrieb die Keimung der Pollenkörner aus petaloiden Antheren dieser Pflanze und fand, daß diese Keimung verlaufen kann, als handelte es sich um Makrosporen, indem 8 Kerne gebildet werden, ja sogar drei Zellen an einem Ende entstanden, und ein Polkern sich nach der Mitte des gekeimten Pollenkornes begab, ohne jedoch mit dem anderen zu verschmelzen (vergl. Fig. 509, 1—3).

Nemec homologisiert diese Teilungen mit denen im Embryosack. Dieses Verhalten ist zweifellos sehr interessant, seine Deutung scheint mir aber sehr schwer. Welcher Impuls hat hier die ♂ Mikrospore veranlaßt, sich in der Weise einer ♀ Makrospore zu betragen? Mikro- und Makrosporen sind zweifellos homolog und vielleicht beide latent hermaphrodit, so daß es von äußeren Bedingungen abhängen könnte, ob sie sich in ♂ oder ♀ Richtung weiter entwickeln. Das sind aber bloße Betrachtungen und nichts mehr als Beschreibungen des beobachteten interessanten Falles.

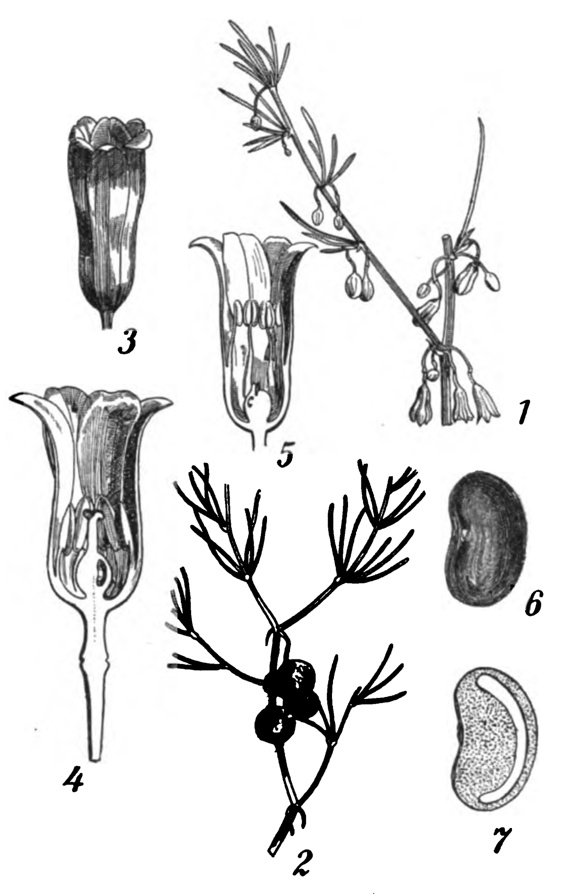


Fig. 510. Asparagus officinalis, nach Baillon. 1 Blühendes, 2 fruchtendes Stück einer Pflanze. 3 Blüte. 4 Blüte mit gut entwickeltem Fruchtknoten. 5 Blüte mit gut entwickelten Staminis. 6 Same. 7 Selbiger im Längsschnitt, den Embryo zeigend.

Die Familie der

Asparagaceae

stammt wohl von den *Melanthiaceen* her, von denen Gattungen, wie *Sandersonia* und *Uvularia,* schon große Aehnlichkeit mit *Polygonatum* unter den *Asparagaceen* haben. Den Charakter der Gruppe wollen wir an unseren gewöhnlichen Spargel, *Asparagus officinalis,* an der Hand von Baillon kennen lernen. Es ist eine perennierende Pflanze mit einem lange Adventivwurzeln bildenden Rhizom und alternierenden Schuppenblättern. Die Luftsprosse sind anfangs dick, unverzweigt und enden in einer großen Knospe. Zunächst weiß, werden sie am Lichte bald bläulich,

dann grün, verzweigen sich mannigfach und bilden kleine schuppenförmige Blättchen. In der Achsel dieser Schüppchen bilden sich die photosynthesierenden Organe in der Form von grünen linearen Zweigen, Cladodien, welche jederseits an ihrer Basis entweder eine gestielte Blüte und deren Tragblatt tragen oder eine Infloreszenz. Die Blütenstiele sind etwa in der halben Höhe artikuliert. Die Blüten sind hermaphrodit oder polygam, heterostyl, mit einem konvexen Blütenboden, der ein grünliches, sechsblätteriges Perianth trägt. Es gibt 3 episepale und 3 epipetale Stamina, mit pfriemenförmigen, an ihrer Basis mit dem gegenüberstehenden Perianthblatt verwachsenen Filamenten. Der Fruchtknoten ist sessil, mit 3 den Sepalen gegenüberstehenden Fächern und, wenn gut entwickelt, mit einem Griffel und 3 Narben. In den Blüten mit gut entwickelten Staubblättern ist der Griffel stark reduziert oder fehlt ganz (Fig. 510, 5). Jedes Fach des Ovariums hat 2 anatrope bitegminäre Ovula. Die Frucht ist eine rote Beere. Der Embryo ist lang und gebogen.

Bei anderen *Asparagus*-Arten können die Cladodien dornartig oder blattartig (Sekt. *Myrsiphyllum*) sein und bilden so den Uebergang zu *Ruscus*, welcher von *Asparagus* nur durch die Monadelphie seiner Antheren verschieden ist.

Zu den *Asparagaceen* wird eine ganze Reihe von Gattungen gebracht, deren Zusammengehörigkeit mir zweifelhaft erscheint; es läßt sich aber ohne monographische Bearbeitung der ganzen Familiengruppe der *Liliaceen* wenig Sicheres sagen, was selbstverständlich auch für die sämtlichen hier vorgetragenen Anschauungen über die Zerlegung der *Liliaceae* s. l. in kleinere Familien gilt, welche nur zu einer Bearbeitung reizen sollen.

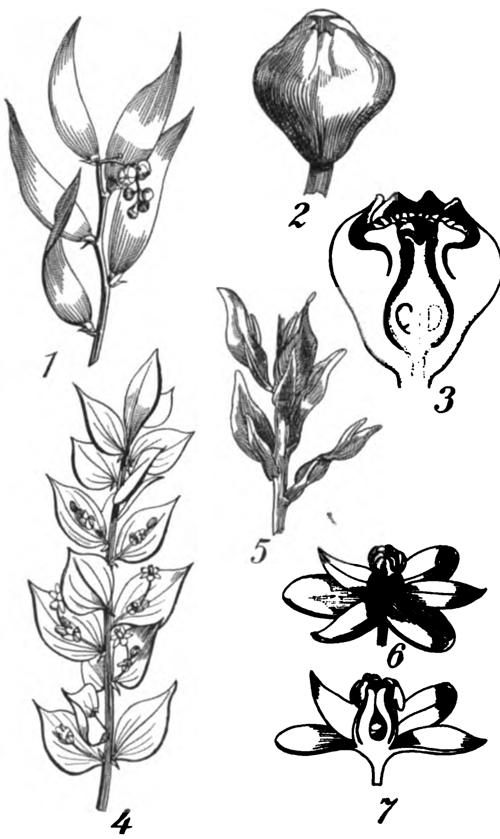


Fig. 511. **Ruscus**, nach Baillon. 1, 4, 5 Verschiedene Beispiele von Cladodien. 2, 3, 6, 7 Blüten.

Engler teilt die *Asparagaceae* in folgender Weise ein:

a) Beide Kreise der Blütenhülle gleichartig.
- α) Rhizomzweige in oberirdischen beblätterten Stengel endigend.
  - I. Stengelblätter klein, schuppenförmig, in ihren Achseln schmale oder breite blattartige Zweige tragend . . . . *Asparageae.*
  - II. Stengelblätter groß, laubig . . . . *Polygonateae.*
- β) Rhizom fortwachsend. Blütenzweig seitenständig *Convallarieae.*

b) Beide Kreise der Blütenhülle verschiedenartig . . . *Parideae.*



Zu den *Asparageae* gehören *Asparagus* und *Ruscus* (inkl. *Danae* und *Semele*); zu den *Polygonateae Clintonia, Smilacina, Majanthemum, Disporum, Streptopus, Polygonatum, Disporopsis*. Zu den *Convallarieae Speiranthe, Theropogon, Convallaria, Reineckia, Rhodea, Gonioscypha, Campylandra, Tupistra, Aspidistra*, zu den *Parideae Medeola, Scoliopus, Paris* und *Trillium*. Wer sich die Gattungen ins Gedächtnis zurückruft, deren Namen gesperrt gedruckt sind, wird entschieden nicht gerade den Eindruck einer einheitlichen Familie bekommen.

Von diesen Gattungen ist *Clintonia* interessant durch die dikotylenartige, ringförmige Anordnung ihrer Gefäßbündel im Rhizom (vergl. COULTER und CHAMBERLAIN, l. c. p. 314 und Fig. 113 G. G.).

Der Embryosack von *Smilacina stellata* wurde vor kurzem von MC ALLISTER (Bot. Gaz., Vol. 48, 1909, p. 200 ff.) untersucht und in interessanter Weise diskutiert. Folgendes ist diesem Aufsatz entliehen.

TREUB und MELLINK wiesen 1880 nach, daß bei *Lilium bulbiferum* und bei *Tulipa Gesneriana* die Embryosackmutterzelle sich, ohne sich weiter zu teilen, direkt zum Embryosack entwickelt. Im Jahre 1884 wiesen GUIGNARD und STRASBURGER nach, daß bei *Angiospermen* der Bildung der Makro- und Mikrosporen eine Reduktionsteilung vorangeht, und STRASBURGER fand dann 1888, daß die Reduktionsteilung in der Embryosackmutterzelle stattfindet.

Im Jahre 1891 wiesen GUIGNARD und OVERTON nach, daß bei *Lilium* und anderen Pflanzen, bei denen sich die Embryosackmutterzelle direkt zum Embryosack umbildet, dennoch die Reduktionsteilung in ihm stattfindet.

Daraus folgt also, daß hier der junge Embryosack morphologisch einer Makrosporen- oder Mikrosporenmutterzelle homolog ist. Die 4, durch die zwei ersten Teilungen dieses Kernes entstandenen Kerne würden dann in den Fällen, in denen sich die Embryosackmutterzelle direkt zum Embryosack umbildet, Makrosporenkerne sein.

Die bisher untersuchten *Asparagaceae* zeigen verschiedenes Verhalten. Nach WIEGAND teilt sich bei *Convallaria majalis* die Embryosackmutterzelle und bildet zwei getrennte Tochterzellen, von denen die am meisten nach außen gelegene die größere ist. Jede dieser Zellen teilt ihren Kern, aber zwischen den so entstandenen Tochterkernen wird keine Scheidewand gebildet. Die 4 Kerne, welche jetzt aus den nachfolgenden Teilungen des Kernes der Embryosackmutterzelle hervorgegangen sind, teilen sich wieder, so daß nun 2 je 4-kernige Zellen vorliegen. Zwischen diesen beiden Zellen wird die Zellwand genügend desorganisiert, um einem Kern der unteren Zelle den Eintritt in die obere Zelle zu erlauben und mit einer der dort vorhandenen oberen Zellen zu verschmelzen. Diese Trennungswand kann später ganz resorbiert, anscheinend auch wieder gebildet werden, auf jeden Fall verhalten sich, nach WIEGAND, die zwei 4-kernigen Zellen zusammen, als wären sie ein einziger Embryosack. Die Figuren von WIEGAND bilden keine lückenlose Reihe und haben mich nicht von der Richtigkeit seiner Interpretierung überzeugen können. Madame SCHNIEWIND-THIES (Die Reduktion der Chromosomenzahl und die ihr folgenden Kernteilungen in den Embryosackmutterzellen der Angiospermen, Jena 1901) konnte WIEGANDS Resultate nicht bestätigen und fand, daß sich die Embryosackmutterzelle bei *Convallaria* in der üblichen Weise in 4 Makrosporen teilt, von denen die untere zum Embryosack wird.

Bei *Paris quadrifolia* fand ERNST (Chromosomenreduktion, Entwickelung des Embryosackes und Befruchtung bei Paris quadrifolia und

Trillium grandiflorum, Flora, Bd. 91, 1902, p. 1—46), daß bei ihr und bei *Trillium grandiflorum* die untere der beiden Tochterzellen der Embryosackmutterzelle sich zum Embryosack ausbildet, während nach CHAMBERLAIN (Winter Characteristics of certain Sporangia, Bot. Gaz., Vol. 25, 1898, p. 124—128) *Trillium curvatum* alle 4 Makrosporen bildet, deren untere zum Embryosack wird.

Offenbar verhält sich also die Embryosackmutterzelle bei den *Asparagaceen* verschieden. Sehr interessant ist nun *Smilacina stellata.* Die Pflanze ist, wie MC ALLISTER betont, sehr günstig, um eine vollständige Serie der ersten Entwickelungsstadien des Embryosackes zu erhalten. Die Blüten bilden eine 8- bis 14-blütige Traube, und diese enfaltet sich nicht, bevor der Embryosack fast 8 Kerne gebildet hat. Man kann also die ganze Traube der Länge nach schneiden und so eine sehr große Zahl Längsschnitte von Ovulis erhalten. Die ältesten Blüten finden sich an der Basis der Traube, jede Blüte hat 5—7 Ovula, und es wurden etwa 70 Trauben in Längsschnitte durch das Mikrotom zerlegt. Die erste Teilung der Embryosackmutterzelle ist die Reduktionsteilung ($2x = 24$; $x = 12$). Eine Zellplatte und meistens gar eine Zellwand trennt die beiden Tochterkerne, bevor die zweite Teilung stattfindet (Fig. 512, 4, 5). Diese erste Wand kann gerade (Fig. 512, 5) oder schief (Fig. 512, 12) stehen.

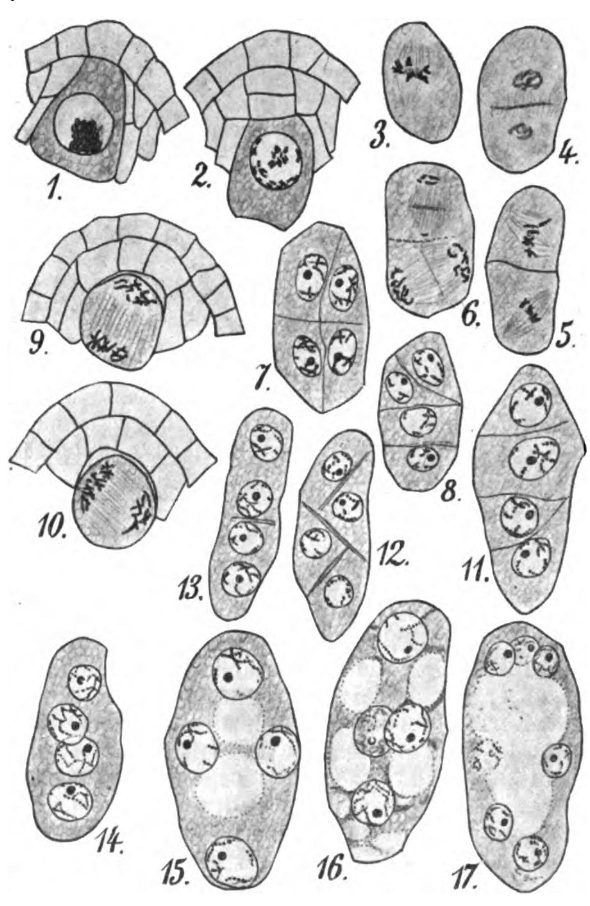


Fig. 512. Smilacina stellata. Entwickelung des Embryosackes, nach MC ALLISTER. Erklärung im Text.

Die bei der zweiten Teilung gebildeten Wände zeigen sehr verschiedene Anordnung, oft sind sie (Fig. 512, 11) transversal, so daß eine Längsreihe von 4 Zellen entsteht, oft teilt sich die äußere Tochterzelle der Länge und die innere der Quere nach (Fig. 512, 8), seltener umgekehrt (Fig. 512, 6), und selten teilen sich auch beide der Länge nach (Fig. 512, 7). Fig. 512, 12 zeigt aber den bei weitem häufigsten Fall, d. h. die erste Wand steht schief, und die anderen stehen mehr oder weniger senkrecht auf ihr. Das ist ja alles nicht so schlimm und auch sonst wohl beschrieben, das Wichtige bildet aber der nächste Schritt,

bei welchem die Wände, welche die 4 Makrosporen trennen, zerstört werden und deren 4 Kerne nun in einer einzigen großen Zelle liegen (Fig. 512, 14), ohne eine Spur der verschwundenen Wände zu hinterlassen; in Fig. 512, 13 ist bloß noch ein kleiner Rest der zuerst gebildeten Zellwand übrig. In dieser Zelle bilden sich dann Vakuolen (Fig. 512, 15, 16), welche zu einer großen zentralen Vakuole verschmelzen (Fig. 512, 17), dann erst findet die dritte Teilung statt, und es werden also 8 Kerne gebildet. Die weitere Entwickelung verläuft normal.

Die Untersuchung McAllisters macht den Eindruck großer Sorgfältigkeit, die abgebildete Serie ist vollständig; Harper, dessen Zuverlässigkeit bekannt ist, hat ihm bei der Abfassung seines Aufsatzes zur Seite gestanden, so daß man McAllister beistimmen muß, wenn er sagt: „Die natürlichste Deutung der soeben beschriebenen Vorgänge ist die, daß die 4 ersten aus der Teilung der Embryosackmutterzelle entstandenen Zellen Makrosporen sind, und daß diese 4 Sporen zusammen den Embryosack bilden." McAllister gibt dann folgende nützliche Uebersicht über die sogenannten atypischen Methoden zur Embryosackbildung. Bei *Eichhornia* (Smith, Contrib. to the life history of the Pontederiaceae, Bot. Gaz., Vol. 25, 1898, p. 324—337) bildet sich zwischen den beiden Tochterkernen der Embryosackmutterzelle sowie zwischen den beiden Tochterkernen der zweiten Teilung nur noch in seltenen Fällen eine Zellplatte. Im Gegensatz zu *Smilacina* aber bildet sich nur eine dieser reduzierten Makrosporen zum Embryosack aus.

Campbell und Johnson fanden, wie wir früher schon besprachen und diskutierten, 16 Kerne im Embryosack bei *Peperomia*, zu welchem Embryosack sich die Embryosackmutterzelle direkt umbildete.

Chodat und Bernard (Journ. Bot., T. 14, 1900, p. 72—79) beschreiben bei *Helosis guyanensis* nur 4 Kerne im reifen Embryosack. Dieser Zustand entsteht dadurch, daß von den Tochterkernen des Embryosackkernes nur der obere sich weiter teilt, der untere aber degeneriert.

Bei *Avena fatua* fand Cannon (Proc. Calif. Acad. Sc., III, 1, p. 329—364) dasselbe Verhalten wie bei *Eichhornia*. Zwar werden meistens zwischen den 4 Sporenkernen keine Zellwände mehr gebildet, aber nicht diese 4 Kerne, wie bei *Smilacina*, bilden zusammen den Embryosack, sondern dieser wird nur vom unteren dieser 4 gebildet, die anderen Kerne degenerieren.

Crucianella verhält sich nach Lloyd (Comparative Embryol. of Rubiaceae, Mem. Torr. Bot. Club, 1902, p. 1—112) ähnlich, und auch bei *Asperula* bilden sich zwischen den Kernen der Tetrade keine Zellwände, und dennoch degenerieren 3, und nur eine bildet sich zum Embryosack aus.

Eichhornia, *Avena*, *Crucianella* und *Asperula* zeigen also, daß ein Unterbleiben der Wandbildung bei der Sporenbildung die Individualität der Sporen noch nicht aufhebt.

Bei *Pandanus*, *Artocarpus* und *P. odoratissimus* bildet sich nach Campbell (Ann. of Bot., Vol. 22, 1908, p. 330) die Makrosporenmutterzelle direkt zu einem 14-kernigen Embryosack um. Die beiden äußeren bei der Tetradenteilung gebildeten Kerne teilen sich noch weiter, während die 2 inneren 12 Kerne bilden.

Porsch schlug 1907, wie wir sahen, vor, die zwei Zellengruppen an den einander gegenüberliegenden Enden des *Angiospermen*-Embryosackes als reduzierte Archegonien zu betrachten. Nach McAllister

stützt *Smilacina* vielleicht diese Theorie insoweit, als es den äquivalenten Ursprung für die zwei Zellgruppen, welche PORSCH als Archegonien betrachtet, nachweist.

Miss PACE (Bot. Gaz., Vol. 44, 1908, p. 353—374) wies nach, daß *Cypripedium* im Embryosack nur 4 Kerne bildet, infolge der Teilung der unteren der beiden „Megasporen". Das wäre also nach PORSCHS Theorie ein Embryosack mit nur einem Archegon.

WENT (Recueil Trav. Bot. Néerl., T. 5, 1908, p. 1—16) beschreibt bei den *Podostemaceen, Oenone* und *Mourera* Embryosäcke mit 4 Kernen wie bei *Helosis*. Die Embryosackmutterzelle bildet nach der Synapsis zwei Tochterzellen, von denen die obere degeneriert. Die untere Tochterzelle (welche er die „Megaspore" nennt) teilt sich, und der am weitesten nach innen gelegene Kern degeneriert. Diesen inneren Kern betrachtet WENT, trotzdem er zu den 4 ersten Kernen (aus der Makrosporenmutterzelle hervorgegangen) gehört, nicht als einen Sporenkern, sondern als einen Embryosackkern. Der Kern der anderen Tochterzelle, der Embryosackmutterzelle, teilt sich zweimal und bildet so den 4-kernigen Embryosackinhalt. Der untere Kern dieses Embryosackes degeneriert, die 3 anderen bilden den Eiapparat. WENT betont, daß dies PORSCHS Theorie stützt, nur daß die Bauchkanalzelle an der falschen Seite des Eies liegt.

ERNST hat (Ber. D. Bot. Ges., Bd. 26a, 1908, p. 419—437), wie wir früher schon sahen, die Ansicht vertreten, daß der 16-kernige, von ihm bei *Gunnera* beschriebene Embryosack zwei Archegonien, im Sinne von PORSCH, im chalazalen Ende und eins im mikropylären Ende führt, während die 4 Kerne im Zentrum kein Archegon bilden, sondern mit je einem von jedem Archegon herstammenden Polkerne fusionieren und so zusammen den Endospermkern bilden.

Miss STEPHENS beschrieb, wie wir ebenfalls schon sahen, 16 Kerne im Embryosack der *Pennaeaceen,* welche sich zu 4 Archegonien im Sinne PORSCHS anordnen.

MC ALLISTER schließt, daß zwar aus dem bis jetzt Bekannten hervorgeht, daß die Kerne des *Angiospermen*-Embryosackes Neigung zeigen, sich in Gruppen zu 4 anzuordnen, meint aber, daß der Beweis (the evidence) für den Archegoniumcharakter dieser Gruppen noch ungenügend und die Verwandtschaft zwischen *Gymnospermen* und *Angiospermen* so entfernt ist, daß die Homologisierung sehr schwer wird.

Darin hat er zweifellos Recht, denn aus seiner Studie an *Smilacina* geht hervor, daß in einem Embryosacke mit 4 Kernen diese 4 Kerne Mikrosporen sein können, während sie bei *Helosis* z. B. etwas anderes, nach PORSCH Archegonkerne, sein können. COULTER hat versucht, auf anderem Wege der Wertschätzung der Kerne im Embryosack beizukommen. Nach ihm sind die 4 ersten Kerne im *Lilium*-Embryosack Makrosporenkerne, weil sie das Produkt der ersten beiden Teilungen des Makrosporenmutterzellkernes sind. Den 16-kernigen Embryosack von *Peperomia pellucida* betrachtet er als aus 2 Teilungen eines jeden dieser Makrosporenkerne hervorgegangen, also den Embryosack selber als eine Makrosporenmutterzelle.

COULTER neigt dazu, es als ein Grundgesetz aufzufassen, daß der reife *Angiospermen*-Embryosack aus der Mutterzelle durch nie mehr als 5 Kernteilungen gebildet wird, nämlich zunächst zwei, um die Makrosporen zu bilden, und dann 3 sukzessive Teilungen des Makrosporenkernes. Die große Zahl der Kerne in einem Embryosacke, wie bei

Peperomia, erklärt sich also dadurch, daß mehr als eine Spore an der Bildung des Embryosackes teilnimmt.

Reife Embryosäcke, welche durch mehr Teilungen als 5 von der Mutterzelle entfernt waren, wären demnach primitiv und ständen dem Embryosack der *Gymnospermen*, in welchem noch ein vielzelliges Prothallium gebildet wird, am nächsten. Sollte man also je bei einer *Angiosperme* eine zweifellose Makrospore auffinden, welche bei ihrer Keimung 16 oder mehr Kerne bildete, so wäre diese sicher primitiv.

Das bestreitet meines Erachtens McAllister mit Recht, indem er darauf hinweist, daß z. B. bei vielen Gräsern und *Ranunculaceen* die Antipoden das Produkt einer weiteren Kernteilung (mehr als 5 von der Mutterzelle entfernt) und doch nicht als primitiv zu betrachten sind.

Mit Strasburger ist er der Meinung, daß es nichts in der Phylogenie der *Angiospermen* gibt, was für eine spezielle Bedeutung einer 5-fachen Teilung sprechen würde. Brown (Bot. Gaz., Vol. 46, 1908) ist zwar davon überzeugt, daß bei *Peperomia* die 4 ersten aus der Teilung des Makrosporenmutterzellkernes hervorgegangenen Kerne keine Makrosporenkerne sind, er meint aber, daß man diese Ansicht nicht ohne weiteres auf den Embryosack von *Lilium* ausdehnen darf. Denn er sieht nicht ein, weshalb, wenn sich bei *Angiospermen* nachweislich das Archespor ohne Teilung zur Makrosporenmutterzelle umbilden kann, nicht auch diese letztere ohne weiteres als Makrospore funktionieren könnte, indem sie die Teilung in 4 Makrosporen übersprang. Das ist eben die Schwierigkeit, darin bin ich mit Brown ganz einer Meinung. Die Resultate der Untersuchung McAllisters bei *Smilacina* machen es zwar, wie mir scheint, höchst wahrscheinlich, daß der Embryosack dort aus der Fusion von 4 Mikrosporen entstanden ist, stützen aber nicht, wie er zu meinen scheint, die Theorie von Porsch, denn ein jeder dieser Kerne teilt sich nur noch einmal, würde also ein auf zwei Kerne reduziertes Archegon bilden.

Vollständig gedeutet ist, wie ich früher schon sagte, der Embryosack der *Angiospermen* noch nicht.

Manche *Liliaceae*, wie *Tulipa Gesneriana*, *Lilium*-Arten etc., zeigen oft Verschiedenheiten in den Chromosomenzahlen der Kerne des Embryosackes. So fand Guignard, daß von den beiden ersten Kernen, welche bei *Lilium Martagon* und anderen *Lilium*-Arten aus der Teilung des Embryosackes hervorgehen, der obere immer 12 Chromosomen zählt, der untere 16, 20 oder gar 24. Mottier bestätigte dies und fand in den Teilungsfiguren des unteren Kernes bis 30, im Mittel 20—24 Chromosomen vor. Schon Overton hatte darauf hingewiesen, daß es sich bei dem unteren Polkern um eine Anpassung an neue übernommene Ernährungsfunktionen handelt, daß die Antipoden öfters degenerieren, und daß es deswegen recht gut möglich wäre, daß diese abweichenden Chromosomenzahlen abnorme Bildungen sind, und daß deswegen Unregelmäßigkeiten in der Chromosomenzahl entstehen. Er sprach denn auch schon die Vermutung aus, daß es andere Pflanzen geben wird, bei denen auch der untere Polkern und die Antipodenkerne die normale reduzierte Chromosomenzahl aufweisen würden. Daß dies zutrifft, hat Ernst bei *Paris quadrifolia* und *Trillium grandiflorum* bewiesen, und er schließt mit Recht: „es dürfte damit nun wohl gezeigt sein, daß auch bei den *Angiospermen* ursprünglich allen Kernen im Embryosack die gleiche reduzierte Chromosomenzahl zukommt“.

Mit den *Asparagaceen* haben das Fehlen von Zwiebeln und das Vorhandensein einer Beere als Frucht gemein die *Dracaenaceae* (pr. p.) und die *Smilaceae*.

Die

Dracaenaceae

scheinen mir am besten von *Asphodelaceae* herzuleiten zu sein. Sie werden von BAILLON wie folgt charakterisiert:

„Blüten hermaphrodit mit doppeltem, gefärbtem, trichter-, glocken- oder röhrenförmigem Perianth. Stamina 6, mit dorsifixen oder basifixen Antheren. Ovarium mit 1- bis ∞-ovulaten Fächern. Griffel einfach an der Basis. Frucht trocken oder fleischig, aufspringend oder nicht. Endosperm fleischig oder hart, den zylindrischen Embryo umschließend. Pflanzen mit holzigem Stengel, vielfach aufrecht oder mit kurzem Rhizom. Blätter zahlreich, grundständig oder oft schopfig am Ende des Stengels, groß, genähert. Infloreszenzen blattlos, groß, mehr oder weniger zusammengesetzt.“ Sie werden von ENGLER folgendermaßen in kleinere Gruppen zerlegt:

a) Blätter der Blütenhülle getrennt.
  α) Antheren pfeilförmig. Samen schwarz, zahlreich, in jedem Fache der Frucht 2 Reihen . . . . *Yucceae*.
  β) Antheren herzförmig, Samen blaß, kugelig, wenig *Nolineae*.
b) Blätter der Blütenhülle am Grunde vereinigt . . *Dracaeneae*.

Zu den *Yucceae* gehören *Yucca* und *Hesperaloe;* zu den *Nolineae* *Nolina* und *Dasylirion*, zu den *Dracaeneae* *Cohnia, Cordyline, Dracaena, Astelia, Milligania* und *Sanseviera*.

Die Gattung

Yucca

zählt etwa 20 Arten in den südlichen Vereinigten Staaten, in Mexiko und in Zentralamerika. Es sind Pflanzen mit holzigen Stämmen, welche entweder ganz niedrig sein können oder zu bedeutender Höhe emporwachsen, sich sogar baumartig verzweigen können. Die Blätter stehen bei unverzweigten Exemplaren am Ende des Stammes, bei verzweigten am Ende der Zweige zusammengedrängt, sind lineal-lanzettlich und stachelspitzig, bei *Yucca filamentosa* aber stechen die Blätter nicht, und es lösen sich vom Rande der Blätter zahlreiche weiße Bastfasern, welche dann herabhängen und der Art ihren Namen gaben.

Beim Blühen bildet *Yucca* eine terminale vielblütige Rispe, deren große, kurzgestielte Blüten herabhängen. Die Perianthblätter sind ziemlich dick, frei oder am Grunde etwas vereinigt, bleiben lang bestehen und bilden eine glockenförmige Blütenhülle. Die Stamina sind viel kürzer als die Perianthblätter, der kurze Griffel, welcher jedoch über die Antheren hervorragt, hat 3 Narbenlappen. Die schon früher (vergl. S. 378) besprochene eigentümliche Bestäubungsweise ist Ursache, daß die *Yuccas* in der Kultur selten fruchten. Nebenstehende Figuren mögen zur Ergänzung der früher gegebenen (vergl. Fig. 235, S. 378) dienen.

Die Entwickelung des Makrosporangiums von *Yucca filamentosa* wurde von REED (Bot. Gaz., Vol. 35, 1903) beschrieben. Die Ent-

wickelung des Embryosackes ist normal, eine jede der 4 Makrosporen kann sich weiter entwickeln, und der Embryosack bildet einen Haustorialfortsatz in der Richtung der Chalaza.

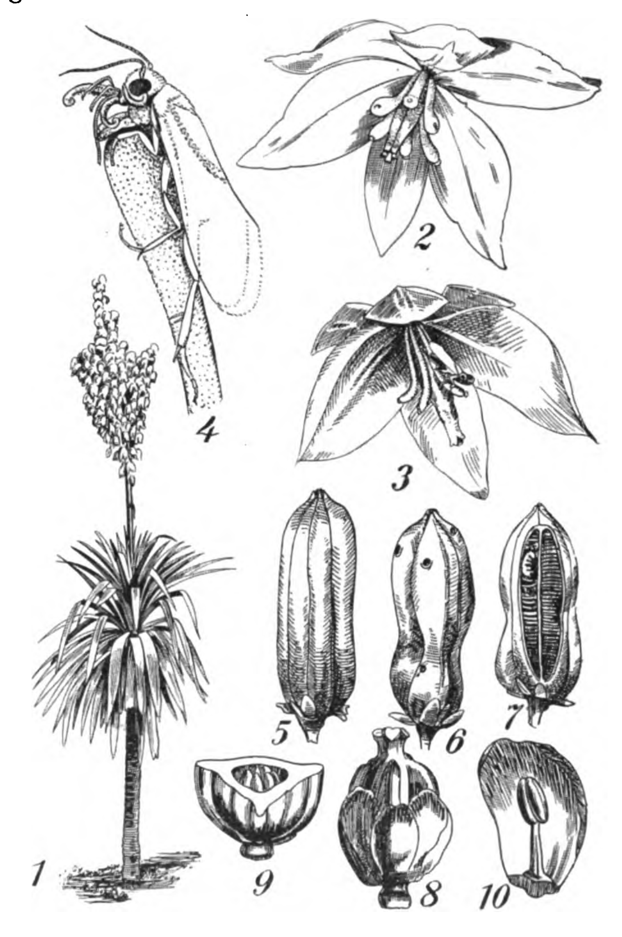


Fig. 513. 1—7 Yucca. 1 Habitus einer blühenden Yucca. 2—7 nach Riley. 2 Blüte von Y. aloifolia. 3 Die Motte Pronuba in ihrer Normalstellung bei der Eiablage. 4 Eine weibliche Pronuba yuccatella mit der Einsammlung von Pollen an einer Anthere beschäftigt. 5—7 Reife Früchte von Yucca angustifolia. 5 Künstlich bestäubt und gegen Pronuba geschützt. 6 Normale Frucht, die Einschnürungen zeigend infolge der Pronubastiche und Ausschlüpflöcher der Larven zur Schau tragend. 7 Ein Teil der Fruchtwand entfernt, um eine Larve von Pronuba im Innern der Frucht zu zeigen. 8—10 Dasylirion acrotrichum, nach Bot. Magaz., t. 5030. 8 Weibliche Blüte. 9 Fruchtknoten im Querschnitt. 10 Blumenblatt der männlichen Blüte und Stamen.

Die Gattung

Dasylirion

zählt etwa 10 Arten in Texas und dem mexikanischem Hochlande. Der holzige Stamm wächst aufrecht und bildet einen Schopf langer flacher oder konkaver, am Rande dornig gesägter Blätter. So wird der Stamm von *D. acrotrichum* Zucc. 1—5 m hoch und bildet etwa 200 fast meterlange Blätter. Die reichblütige Rispe wird bis 1,5 m lang, der Blütenschaft sogar 2—3 m und besteht aus zahlreichen dichtblütigen Trauben oder Aehren.

Die Blüten stehen diöcisch, das Perianth neigt glockig zusammen (Fig. 513, 8), der Fruchtknoten ist einfächerig und hat 6 oder 3 basiläre Ovula, von denen meistens nur eines ausreift. Die 3-kantige, geflügelte Frucht springt nicht auf oder ist fachspaltig mit 3 Klappen.

Dasylirion acrotrichum Zucc. ist besonders interessant, weil die Art nach Went und Blauw apogam sein kann. Sie beobachteten (Rec. d. Trav. bot. néerl., II, p. 223 ff.) im Sommer 1904, daß ein

Exemplar dieser Art im Utrechter botanischen Garten zur Blüte kam, das Exemplar war weiblich, ein männliches Exemplar nirgends vorhanden, und trotzdem trat Schwellung der Früchte ein, jedoch in nur 10—40 Proz., und dann schwoll in jedem Ovar nur noch ein Ovulum, und wenn auch, vielleicht infolge der ungünstigen Bedingung, unter welcher die Pflanze sich befand, kein einziger keimfähiger Same erhalten wurde, so zeigte eine mikroskopische Untersuchung dennoch Andeutungen von Apogamie oder Parthenogenese, wenn auch das wenige

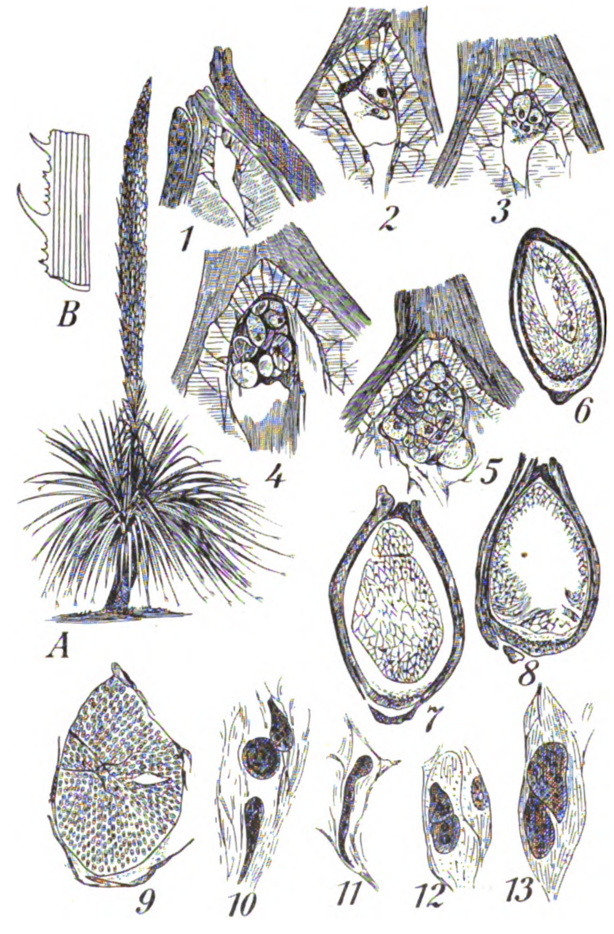


Fig. 514. **Dasylirion acrotrichum.** A, B nach Bot. Mag., t. 5030. 1—13 nach WENT und BLAUW. A Habitus einer blühenden Pflanze. B Stück eines Blattrandes. 1 Spitze eines Ovulums mit den beiden Integumenten, der Spitze des Nucellus und dem Embryosack am 22. Aug. 2 Idem (22. Aug.), nur das innere Integument skizziert, in der Spitze des Embryosackes 2 Zellen, welche vielleicht dem Eiapparat angehören, im nächsten (nicht abgebildeten) Schnitt befand sich eine dritte Zelle. 3 Spitze eines ähnlichen Ovulums (22. Aug.), in der Spitze des Embryosackes ein junger 5-kerniger Embryo, im nächsten (nicht abgebildeten) Schnitt befanden sich noch 2 Kerne. 4 Idem (10. Sept.), in der Spitze des Embryosackes eine Zellgruppe, welche vielleicht den Embryo darstellt, die Zellinhalte bereits degenerierend. 5 Idem (22. Aug.), fast dasselbe wie Fig. 4 zeigend, nur mehr und weiter desorganisierte Zellen aufweisend. 6 Ovulum mit Embryosack, dessen oberer Teil fast mit Endosperm ausgefüllt ist (15. Aug.). 7 Ovulum mit Embryosack, fast mit Endosperm gefüllt; vom Nucellus nur eine dünne Schicht übrig geblieben (15. Dez.). 8 Ovulum mit stark vergrößertem Embryosack mit peripherer Endospermschicht, vom Nucellus nur wenig übrig (19. Sept.). 9 Ovulum mit reifem Endosperm mit dicken Zellwänden. 10—13 Kernfragmentierung in den Endospermzellen, abgebildet in Fig. 8.

Material eine völlige Klarstellung nicht erlaubte. Die Autoren meinen, daß vielleicht nicht die weniger günstigen Bedingungen an dem schließlichen Fehlschlagen der Samen schuld sind, sondern daß die Pflanze eben nur (vielleicht auch in ihrer Heimat) die Apogamie versucht, der Versuch aber fehlschlägt, so daß in der Heimat neben solchen Apogamieanfängen normale Befruchtung stattfindet.

Die von den Autoren abgebildeten Figuren seien oben (Fig. 514, 1—13) reproduziert.

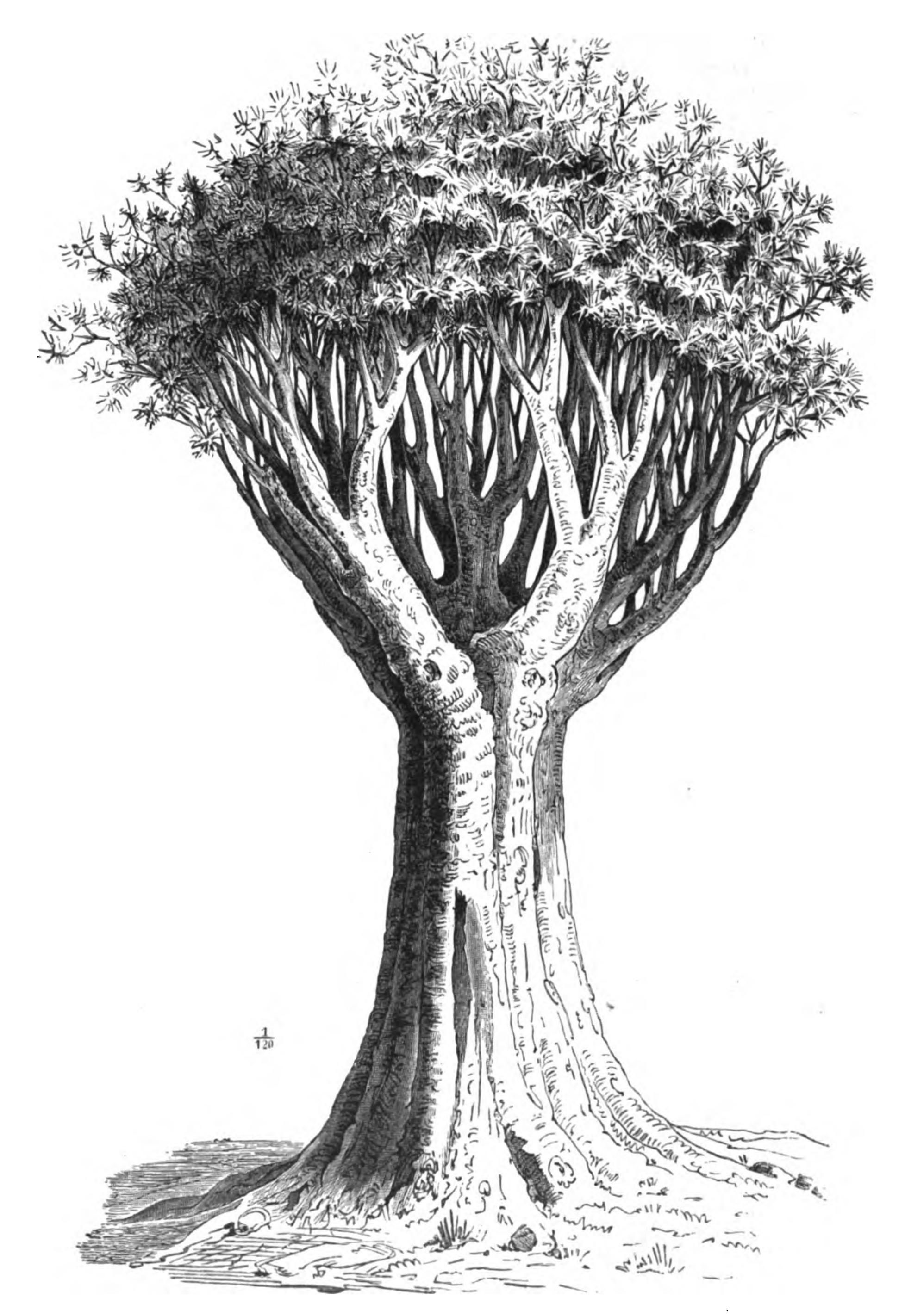


Fig. 515. **Dracaena Draco L.** bei Orotava auf Teneriffa, durch einen Orkan im Jahre 1868 zerstört. Aus ENGLER und PRANTL, Natürl. Planzenfamilien.

Die Gattung *Dracaena* ist zumal ihrer Verzweigung wegen interessant. So bildet *Dracaena Draco*, wie Fig. 515 zeigt, riesige verzweigte Stämme.

Alexander v. Humboldt gab die Höhe des Baumes auf 70 Fuß, den Umfang des Stammes mehrere Fuß über der Wurzel auf 45 Fuß an. Die Blüten stehen in zusammengesetzten Rispen und mögen hier an derselben Art (Fig. 516) illustriert werden.

Der dicke Stamm dieses berühmten Exemplares ist unter den *Liliifloren* gewiß eine Ausnahme, aber *Aloe dichotoma* und *A. Bainesii* können, wie wir sahen, auch recht groß und bei reichlicher Verästelung 10—20 m hoch werden. *Dracaena reflexa* Lam. wird etwa 10 m hoch

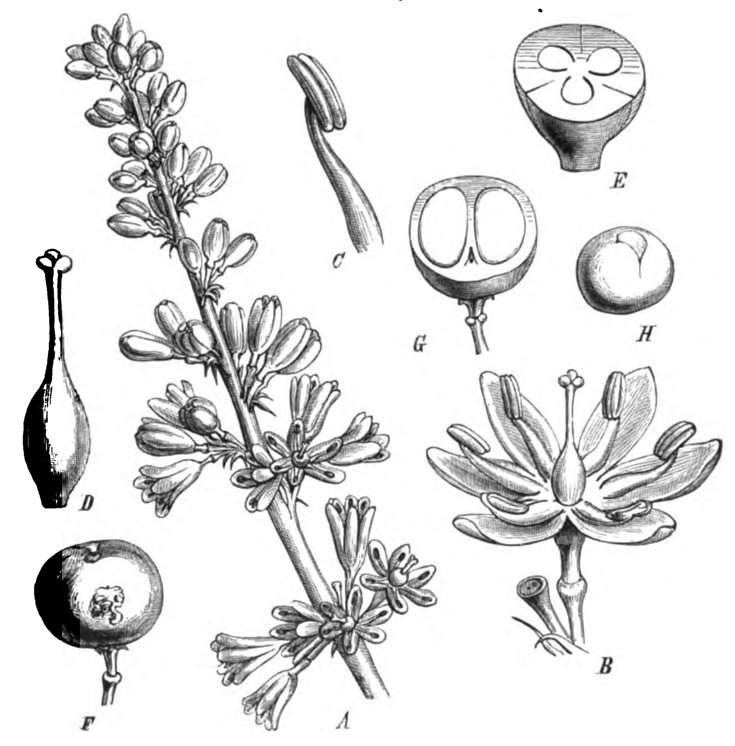


Fig. 516. Dracaena Draco L., nach Bot. Mag., t. 4571. A Blütenzweig, natürl. Größe. B Blüte. C Stamen. D Fruchtknoten. E Fruchtknoten im Querschnitt. F Frucht, natürl. Größe. G dieselbe im Querschnitt. H Same.

und die mexikanische nicht verzweigte *Fourcroya longaeva* bis 20 m. Alle diese Bäume bilden ihre dicken Stämme mit Hilfe sekundären Zuwachses und stehen in dieser Hinsicht unter den Monokotylen vereinzelt da, denn Schoute (Ann. du Jard. Bot. Buitenzorg, XXI, 1907) wies nach, daß *Pandanus* kein sekundäres Dickenwachstum zeigt, sondern daß die Dimensionen des *Pandanus*-Stammes lediglich dem primären Dickenwachstum in dem Vegetationskegel zuzuschreiben sind.

Die in die Dicke wachsenden *Liliifloren* verleugnen aber, wie Schoute (Flora 1902, p. 33) sagt, ihren monokotylen Charakter nicht. „Was ist aber“, fährt er fort, „dieser monokotyle Charakter, dem die *Liliifloren* treu bleiben? Betrachten wir, um uns das klar zu machen, die bekannten Verhältnisse der Palmen.“ „Wir wissen durch Karsten

(Abh. k. Ak. Wiss. Berlin 1847, p. 74), wie diese Pflanzen trotz ihres vollständigen Mangels an sekundärem Zuwachs ihren Stamm bilden; der ganze Stamm entsteht hier aus dem oft enormen Vegetationskegel. Die junge Pflanze zeigt längere Zeit äußerlich keinen Stamm, dagegen „dauert die Bildung neuer Blätter ohne Ausdehnung der Zwischenknoten[1]) sehr lange fort, die Stammbildung ist natürlich auch hier eingeleitet, doch die Kürze der Zwischenknoten von so unbedeutender Länge, daß der Stamm sich nicht über die Erdoberfläche erhebt. Es nimmt indessen mit jedem neuen Blatte sein Durchmesser zu, wodurch er bei diesen Pflanzen anfangs die Form eines umgekehrten Kegels annimmt, die erst dann in die Zylinderform übergeht, wenn er den dem Stamme eigentümlichen Durchmesser erhalten hat. Erst dann fängt das Längenwachstum an.“ Das Ergebnis ist also ein zylindrischer,

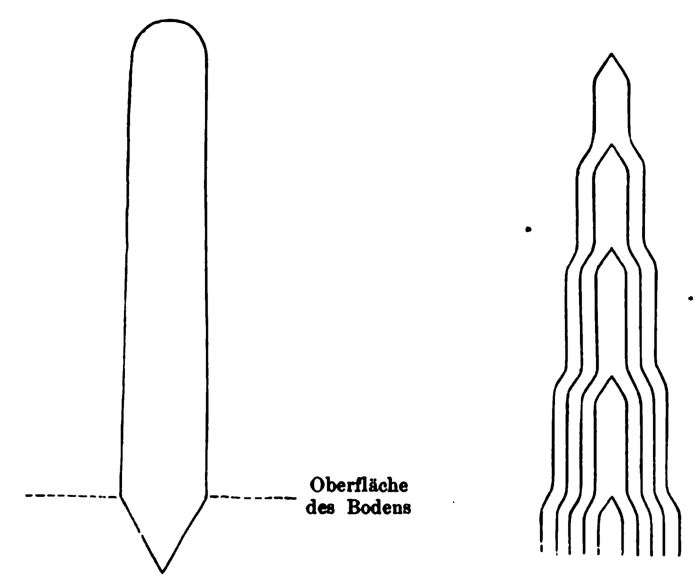


Fig. A. Schema des Palmenstammes, nach SCHOUTE.

Fig. B. Schema des Stammes der Coniferen und Dikotylen, nach SCHOUTE.

unten zugespitzter Stamm (Fig. A), während bei Dikotylen und *Coniferen* der Stamm schwach konisch ist (Fig. B). Das Eigentümliche des Palmenstammes liegt also größtenteils in der Tatsache, daß der Vegetationskegel sehr großen Durchmesser erhält, bevor sich die Internodien strecken, bevor also der Stamm sich über den Boden erhebt. Wie kommt nun diese Zunahme im Durchmesser dieses Vegetationspunktes zustande? Längsschnitte zeigen, daß weitaus der größte Teil des Stammes gebildet wird „von einem an der Außenseite des Zentralzylinders gelagerten Kambium, das durch Teilungen parallel zur Oberfläche nach innen Parenchym und Gefäßbündel bildet. Nicht nur erklärt dieses Kambium, wie das Dickenwachstum des Vegetationspunktes, sondern auch wie der den Monokotylen eigene Verlauf der Gefäßbündel stattfindet. SCHOUTE gibt zur Illustration dieses letzteren Punktes

1) Jetzt würden wir sagen: ohne Streckung der Internodien.

folgende beiden schematischen Figuren C und D und sagt: „die Erklärung (dieser Figuren) kann man ganz aus den Worten von Mohls lesen“.

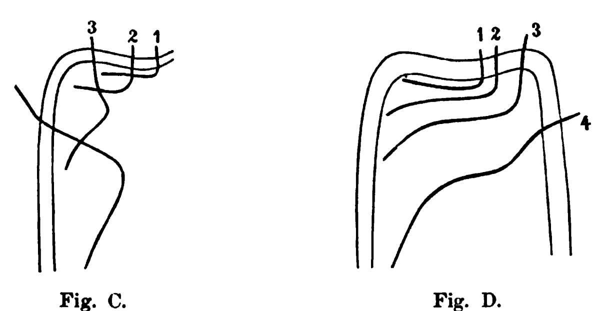


Fig. C. Fig. D.

Er schreibt: „Bei den Monokotylen verhält sich die Sache wesentlich anders (als bei den Dikotylen). Das gerade, aus der Umwandlung eines Teiles der Kambiumschicht hervorgehende Gefäßbündel liegt wie das dikotyle Gefäßbündel seiner ganzen Länge nach im Kambiumzylinder, oder vielmehr, da die Knospe immer gegen das Punctum vegetationis zugespitzt ist, in einem die Fortsetzung des Kambiumzylinders bildenden Kegelmantel. Zugleich mit ihm, und zwar nicht nur neben ihm, sondern auch auf seiner gegen die Peripherie des Stammes gewendeten Seite wird aus dem Kambium auch parenchymatöses Markgewebe gebildet und durch dieses der stets sich erneuernde Kambiummantel vom Gefäßbündel weg gegen die Peripherie hinausgeschoben. Diese Zellgewebeproduktion außerhalb des Gefäßbündels ist in der Stammgegend, in welcher das untere Ende desselben liegt, beinahe oder völlig erloschen, nimmt dagegen nach oben mehr und mehr zu, weshalb man bei Untersuchung des erwachsenen Stammes das untere Ende der einzelnen Gefäßbündel an der äußersten Grenze des Markparenchyms und meistens nur von einer oder ein paar Zellenschichten, welche dem letzteren Gewebe angehören, bedeckt findet, während der obere Teil desselben, der bei seiner Entstehung nur durch eine geringe, sich nicht mehr vermehrende Zahl von Zellen von der Mittellinie des Stammes geschieden war und später von dicken Zellschichten auf seiner äußeren Seite bedeckt wurde, tief im Innern des Stammes gefunden wird. Das oberste Ende endlich, welches schon in der Knospe mit einem Blatte in Verbindung stand, mußte in demselben Verhältnisse wie das Blatt bei der weiteren Entwickelung der Knospe aus dem Zentrum derselben auf die zylindrische Peripherie des Stammes hinausgeschoben werden, dem Blatte folgen und in demselben Verhältnisse, wie das Zellgewebe sich im Umfange des Stammes vermehrte, zwischen den Zentren des Stammes und der Blattbasis ein interkalares Wachstum erleiden, und einen mehr oder weniger horizontalen Verlauf nach außen annehmen. Da sich nun der gleiche Prozeß in dem gegen die Peripherie weiter vorgeschobenen Kambiumkegel wiederholt, so müssen die jüngeren Gefäßbündel, welche aus dem erweiterten Kambiumkegel entstehen, getrennt von den älteren und weiter nach außen im Stamme verlaufen. Treten, wie das bei Palmen häufig der Fall ist, in das gleiche Blatt sowohl früher als später gebildete Gefäßbündel ein, so werden die jüngeren Bündel im erwachsenen Stamme an ihrer Umbiegungsstelle ins Blatt nicht so tief im Stamme versenkt

gefunden werden wie die älteren, weil zur Zeit ihrer ersten Entwickelung die Blattbasis und der Kambiummantel durch die Produktion von Markzellen bereits weiter vom Zentrum des Stammes entfernt waren als bei der Bildung der älteren in dasselbe Blatt verlaufenden Gefäßbündel; ein Verhältnis, welches zuerst von MENEGHINI ermittelt und richtig erklärt wurde.“

SCHOUTE bemerkt dann, daß aus dem häufigen Vorkommen dieser monokotylen Gefäßbündelverteilung im Stamme umgekehrt folgt, daß das primäre Dickenwachstum mittels eines solchen Kambiums in der Spitze bei den Monokotylen allgemein verbreitet ist, während es den Dikotylen abgeht. Auch denjenigen Dikotylen, welche verhältnismäßig starke primäre Aeste erzeugen, fehlt es, während verhältnismäßig dünne Monokotylenäste, wie z. B. *Ruscus hypoglossum,* es wohl besitzen.

Während bei den bisher beobachteten Palmen der Stamm seine Internodien nicht streckte, bevor der Vegetationspunkt seinen definitiven Durchmesser erreicht hatte, und der Stamm also sofort mit breiter Basis auf dem Boden steht, gibt es andere Palmen, z. B. *Iriartea,* wo Streckung der Internodien stattfindet, bevor noch der definitive Durchmesser der Stammspitze erreicht ist. Die Folge ist ein größeres oder kleineres umgekehrt kegelförmiges Stammstück, welches von Luftwurzeln gestützt wird, wie nebenstehende Fig. E zeigt; ähnlich bei *Pandanus*. Die großen kletternden *Aroideen (Monstera, Philodendron)* etc. fangen ihr Wachstum wie *Iriartea* an, bilden aber keine Stelzwurzeln, da sie den Stamm mittels Haftwurzeln an irgendeiner festen Stütze befestigen. Auch die baumartigen *Liliifloren* fangen ihr Wachstum wie *Iriartea* mit einem umgekehrt konischen Stamme an, welcher aber weder von Stelzwurzeln gestützt, noch von Haftwurzeln emporgehalten, sondern dadurch aufrecht gehalten wird, daß durch sekundäres Wachstum der Stamm dort zu einem Zylinder oder gar zu einem nach oben verjüngten Körper ergänzt wird. Der durch das sekundäre Wachstum entstandene Holzkörper des Stammes ist also ein Zylinder, aus welchem ein umgekehrter Kegel ausgeschnitten ist. Das primäre Dickenwachstum des Vegetationskegels findet am stärksten in der ersten Jugend statt, später geht es langsamer; daher bildet SCHOUTE in vorstehender Fig. F, welche das

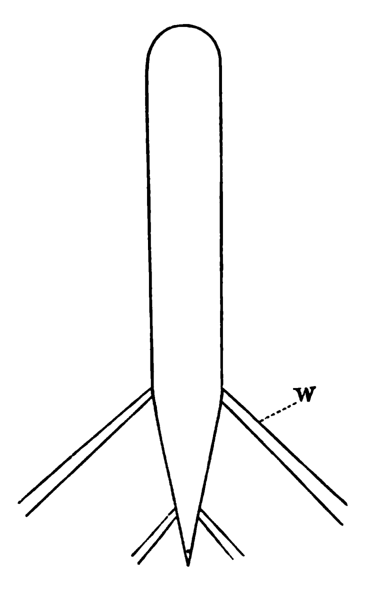


Fig. E. Stamm von Iriartia, nach SCHOUTE. W Stelzwurzeln.

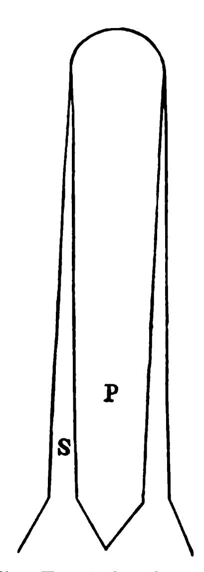


Fig. F. Liliifloren. Schema der Stammesbildung von Dracaena vor der Verästelung, nach SCHOUTE.

sekundäre Wachstum veranschaulichen soll, den unteren Teil mehr konisch ab.

SCHOUTE beschreibt zwei eigentümliche Abänderungen dieser Stammesbildung. Erstens eine bei *Agave mexicana*, die ein kurzes aufrechtes Stammstück bildet, das SCHOUTE den Stengelfuß nennt. Dieser Stengelfuß ist in seinem Wachstum dem *Liliaceen*-Stamme völlig ähnlich, der Vegetationskegel nimmt stets an Dicke zu, und der untere dünnere Teil wird ebenfalls vom sekundären Wachstum ergänzt; dennoch entsteht niemals ein Stamm, weil das untere Ende, einschließlich des Holzes abstirbt und verfault. Nebenstehende Fig. G mag dies illustrieren. Die zweite Modifikation des *Dracaena*-Typus findet sich bei *Nolina recurvata* HEMSL., einer mexikanischen Sukkulente mit stark knollig verdickter Stammbasis (Fig. H). Hier wird die ganze Knolle aus sekundärem Gewebe gebildet und so wie das Holz des oberen ganz *Dracaena*-artigen Teiles des Stammes gestaltet. „Das Eigentümliche war nur", sagt SCHOUTE, „die massige Entwickelung des sekundären Gewebes, welche sich auch darin zeigte, daß das Kambium sich nach unten zusammenschloß. Die am unteren Ende des Stammes befindlichen Wurzeln bilden dabei kein Hindernis, weil sie ebenso wie die später gebildeten Wurzeln alle umwachsen werden. Die harten Zentralzylinder dieser Wurzeln, welche allein der Verwesung Widerstand leisten, stecken dann in großer Zahl in radialer Richtung in dem sekundären Gewebe, während ihre Insertionsstelle allmählich tiefer zu liegen kommt. . . . Durch dieses Dickenwachstum nach unten geriet natürlich das untere Ende des primären Zentralzylinders in die Mitte der Knolle." Eine ebensolche Art der Knollenbildung treffen wir bei *Tamus*, *Dioscorea* und *Testudinaria* an, nur ist dort die normale *Dracaena*-artige Stammesbildung, welche in den oberen Teilen der Pflanze bei *Nolina* noch vorkommt, ganz unterdrückt.

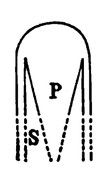


Fig. G. **Agave mexicana.** Schema des Stengelfußes, nach SCHOUTE, die punktierten Teile sind die abgestorbenen. P primäres, S sekundäres Gewebe.

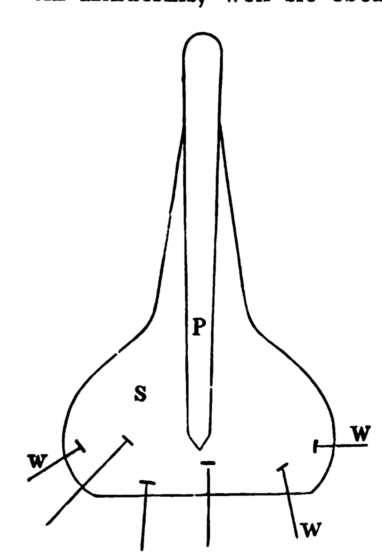


Fig. H. **Nolina recurvata.** Schema der Stammesbildung, nach SCHOUTE. P primäres, S sekundäres Gewebe, W Wurzeln.

Bei vielen *Liliifloren* bleibt es bei einer der soeben besprochenen Arten der Erstarkung der Stammbasis durch Dickenwachstum. Die meisten aber zeigen infolge späterer Verästelung eine weitere Komplikation, welche die oft enorme Größe veranlaßt. Diese Arten blühen meistens terminal, und der Blütenschaft kann sehr groß werden, bei *Fourcroya longaeva* z. B. 10—15 m hoch. Die Endknospe des Stammes geht dadurch natürlich zugrunde, und bei einigen, z. B. bei *Fourcroya* und vielen *Agaven*, ist dies das Vorzeichen des langsamen Absterbens, bei anderen aber, wie *Dracaena*, *Yucca* und *Aloe* spec. div., ist es vielfach sogar die Bedingung zum weiteren

Wachstum, indem sich in der Achsel der höchsten Blätter des Stammes eine oder mehrere (meist 2) neue Knospen bilden, das Eintreten der Blüte also die Veranlassung zur Verästelung ist. Eine notwendige Bedingung dazu ist sie allerdings nicht, denn WRIGHT beschreibt eine Verästelung bei einigen nur einige Monate alten Keimpflanzen von *Dracaena reflexa*.

Auch die von diesen Knospen gebildeten Seitenachsen werden wie der Stamm mittels sekundären Wachstums nach unten ergänzt. Die Aeste verzweigen sich nach vorhergegangener Blüte in derselben Weise wie der Hauptstamm, so daß schließlich eine reich verästelte Krone entsteht.

Stets aber sind auch die letzten Aeste ganz dicke Körper, es kommt nie zur Bildung von Zweiglein wie bei dikotylen Bäumen, und jeder Ast endet in einen Blätterschopf.

Der Stamm und die älteren Aeste der *Dracaenen* wachsen weiter in die Dicke, und das Dickenwachstum wird dem der Dikotylen allmählich stets ähnlicher, indem es nicht mehr gilt einen verkehrten Kegel zum Zylinder zu ergänzen, sondern einen Zylinder gleichmäßig zu überziehen.

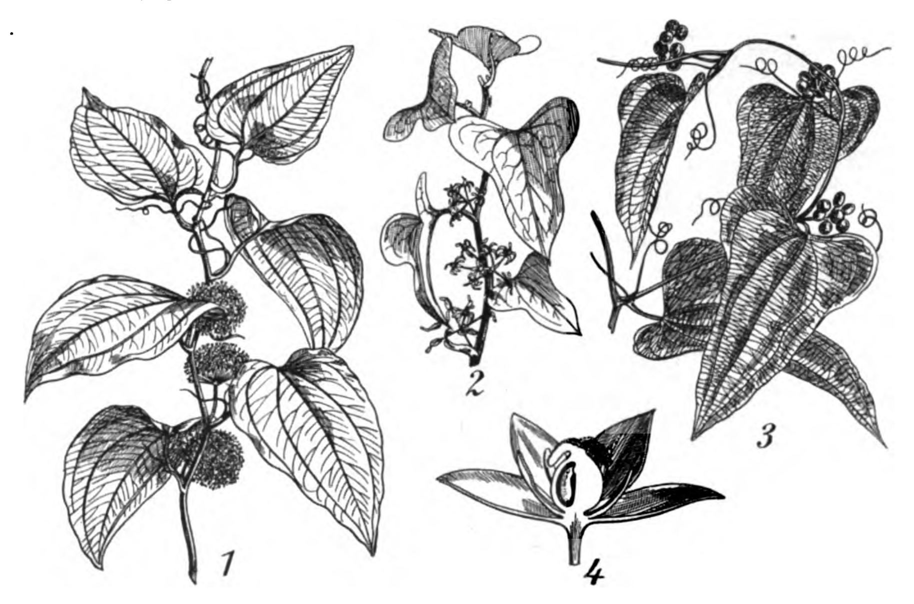


Fig. 517. **Smilax.** 1 ♂, 2 ♀, 3 fruchtende Pflanze. 4 Blüte im Längsschnitt.

Die

Smilaceae

haben durchwegs Beeren. Die Blüten sind klein und grünlich, hermaphrodit oder häufiger diöcisch. Stamina 3 bis ∞ (meist 6), mit introrsen Antheren. Ovarium 1- bis 3-fächerig, mit 1 bis 2 orthotropen oder unvollständig anatropen Ovulis. Aufrechte, meist aber kletternde Sträucher mit bandnervigen Blättern, oft mit petiolären Ranken. Infloreszenzen in zu falschen Dolden vereinigten Trauben auf gemeinsamem Stiele.

Von den 3 Gattungen, welche hierher gehören, fehlen nur *Rhipogonum,* einem australischen Genus, die Ranken, die Pflanzen klettern trotzdem, nichtkletternde Arten gibt es nur bei *Smilax. Rhipogonum* ist weiter hermaphrodit, während *Smilax* und *Heterosmilax* diöcisch sind.

Die Blüte der *Smilaceae* ist wie die von *Asparagus* gebaut, die *Smilaceae* müssen wohl auch von *Asparagaceae* hergeleitet werden und vielleicht von kletternden Arten von *Asparagus,* wie *Asparagus (Myrsiphyllum) medeoloides* oder *A. (Asparagopsis) racemosus* oder *A. (Euasparagus verticillatus)*, bevor diese durch Anpassung an trockene Klimate ihre Blätter reduzierten und Cladodien bildeten.

Die

Luzuriagaceae



Fig. 518. Luzuriaga erecta KUNTH, nach Bot. Mag., t. 5192.

haben hermaphrodite Blüten mit buntem, freiblätterigem Perianth. Ovar mit 3 Fächern und 3 parietalen Placenten mit ∞ Ovulis. Frucht fleischig. Es sind perennierende Pflanzen mit aufrechten, oft kletternden Zweigen. Blätter oft lanceolat oder ovat. Blüten einzeln oder in Trauben oder cymösen Trauben.

Hierher gehören *Geitonoplesium*, *Eustrephus*, *Luzuriaga, Behnia*, *Philesia* und *Lapageria*, von denen die chilenische *Lapageria rosea,* die einzige Art dieser Gattung, mit ihren schönen, großen, rosenroten Blüten wohl am bekanntesten ist. Der dikotyle Habitus von *Philesia buxifolia* hat HALLIER dazu gebracht, die *Luzuriagaceae* direkt von *Berberidaceen* herzuleiten; mir scheinen sie jedoch den *Asparagaceen* am nächsten zu stehen, sind jedenfalls wohl gemeinsamen Ursprungs mit diesen, weswegen ich sie von den *Melanthiaceen* herleiten möchte.

Die kleine Familie der

Ophiopogonaceae

wird vielfach zu den *Haemodoraceen* gestellt, ist davon aber durch die 6 Stamina und Beerenfrüchte verschieden; haben doch die *Haemodora-*

ceae wie die *Iridaceae* nur 3 Stamina, weswegen die *Ophiopogonaceae*, wozu *Liriope*, *Ophiopogon*, *Peliosanthes* und *Lourya* gehören, wohl besser als eine gesonderte Familie, oder, mit ENGLER, als eine Unterfamilie der *Liliaceae* betrachtet werden. Sie scheint mir ebenfalls am besten in der Nähe der *Asparagaceae* von *Melanthiaceae* herzuleiten.

Bei *Liriope* ist das Ovarium noch oberständig, bei *Ophiopogon* kann es fast ganz unterständig sein, so wie bei *Peliosanthes*. *Lourya* ist interessant wegen der Auswüchse des Perianths, welche einen die Stamina fast ganz verbergenden Kragen bilden. Das Unterständigwerden des Fruchtknotens entfernt diese Familie schon von den *Liliaceen*.

Während die bis jetzt behandelten Familien fast alle allgemein zu den *Liliaceen* gebracht werden, werden die jetzt folgenden von einigen ebenfalls zu den *Liliaceen*, von anderen zu den *Juncaceen* gerechnet.

Es sind die *Calectasiaceae, Lomandraceae, Dasypogonaceae* und *Juncaceae*.

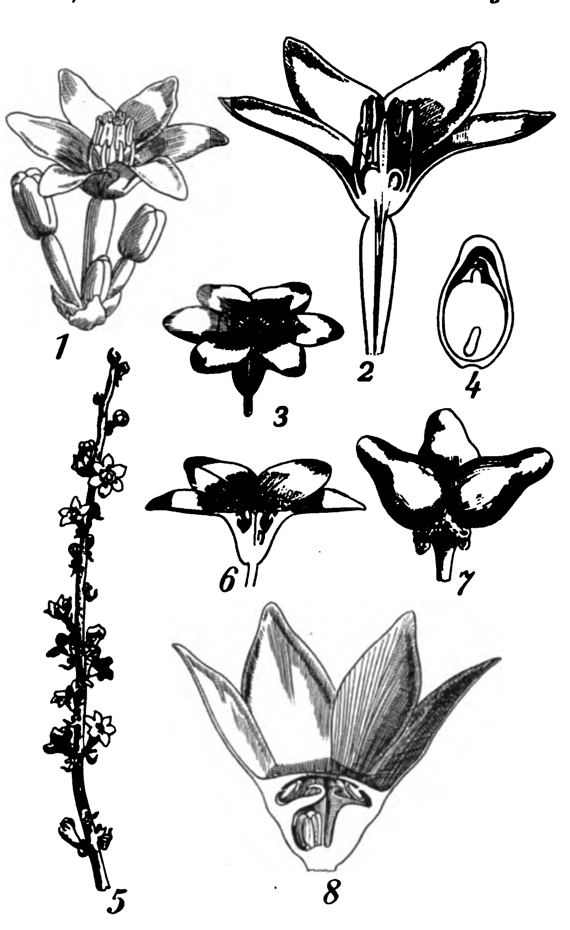


Fig. 519. Ophiopogonaceae, nach BAILLON. 1, 2 Liriope graminifolia. 1 Blüte. 2 Selbige halbiert. 3—7 Peliosanthes Teta. 3 Blüte. 4 Same im Längsschnitt. 5 Infloreszenz. 6 Blüte halbiert. 7 Samen. 8 Lourya campanulata, halbierte Blüte.

Von diesen lassen sich die

Lomandraceae

durch Vermittelung von *Xanthorrhoea*, deren Gynoeceum bei manchen Arten dem von *Yucca* ganz ähnlich ist, wohl am besten von den *Dracaenaceen* herleiten.

Es sind Pflanzen mit bodenständigen oder schopfig endständigen grasähnlichen Blättern, deren stehenbleibende Basen den Stamm, wie

bei dem baumartigen X. *australe,* panzern können. Schöne Exemplare dieser Art in Tjibodas.

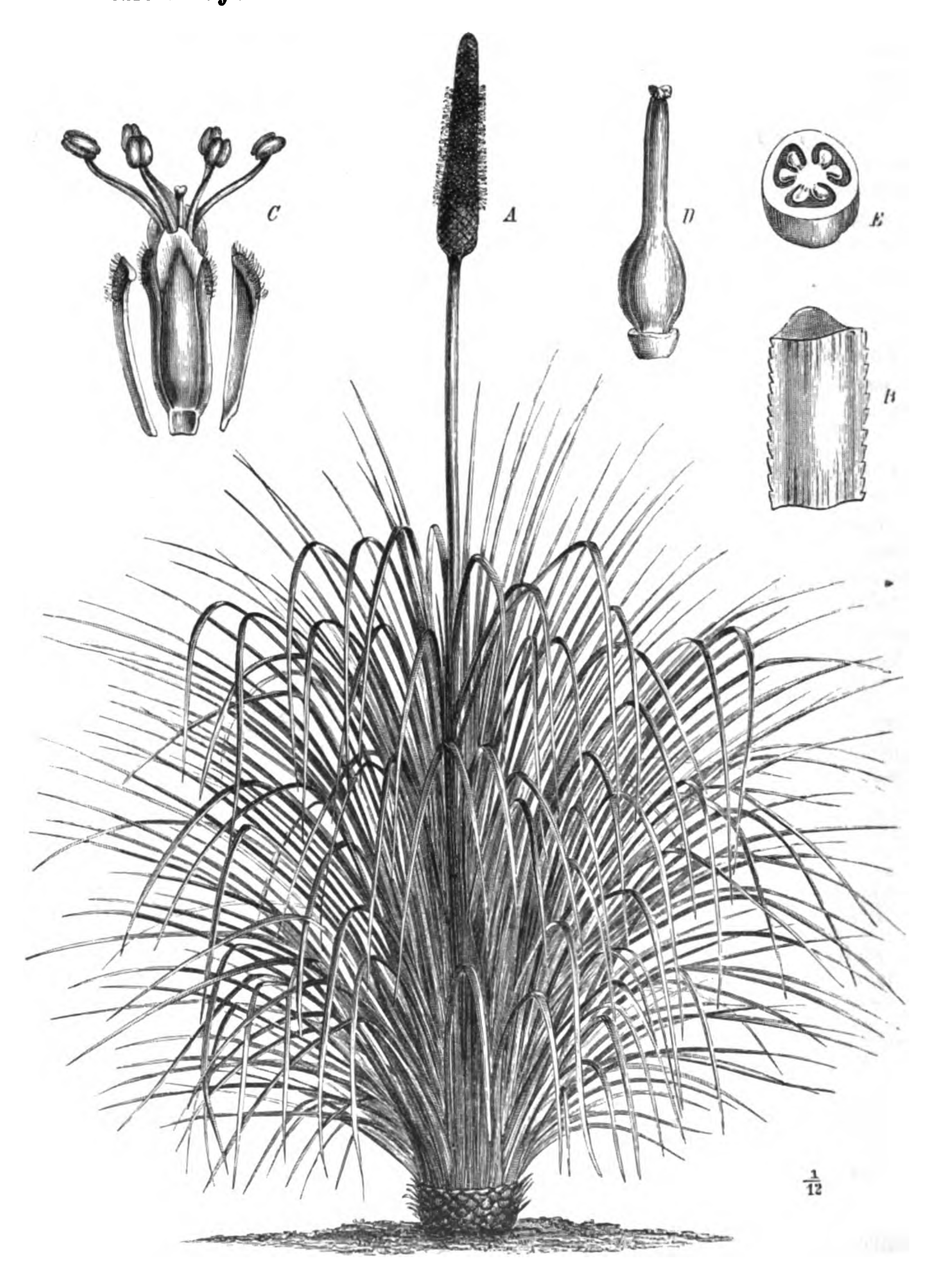


Fig. 520. **Xanthorrhoea hastile R. Br.**, nach Bot. Mag., t. 4722. A Habitus einer blühenden Pflanze. B Blattstück. C Blüte und Brakteen. D Fruchtknoten. E Selbiger im Querschnitt.

Die Blüten stehen büschelig zusammen, in rispen- oder köpfchenartigen Infloreszenzen; bei *Xanthorrhoea* ist jeder Büschel auf eine einzige Blüte reduziert und so der Blütenstand scheinbar ährenförmig. Die scheinbare Einzelblüte verrät ihre Natur als Partialinfloreszenz aber noch durch den Umstand, daß sie von Brakteen umschlossen ist. Die Perigonblätter sind häutig. Bei *Acanthocarpus* und *Xanthorrhoea* sind die Blumen hermaphrodit, bei *Lomandra* eingeschlechtlich.

Lomandra und gewisse Arten von *Xanthorrhoea* zeigen durch ihre mehr oder weniger entwickelten 3 Narben noch deutlich, daß der einzige Griffel aus 3 Karpellenspitzen entstanden ist, andere Arten von *Xanthorrhoea* und *Acanthocarpus,* bei denen die Griffel ganz fadenförmig geworden, zeigen dies nicht mehr, aber auch bei ihnen ist das Ovar noch 3-fächerig.

Die Frucht ist eine septizide Kapsel. Alle Arten sind australisch, eine auch in Neu-Kaledonien.

An die *Lomandraceen* schließen sich die

Dasypogonaceen

an mit der einzigen Gattung *Dasypogon,* die in 2 Arten im südwestlichen Australien im Küstengebiete vorkommt. Es sind in der Tracht

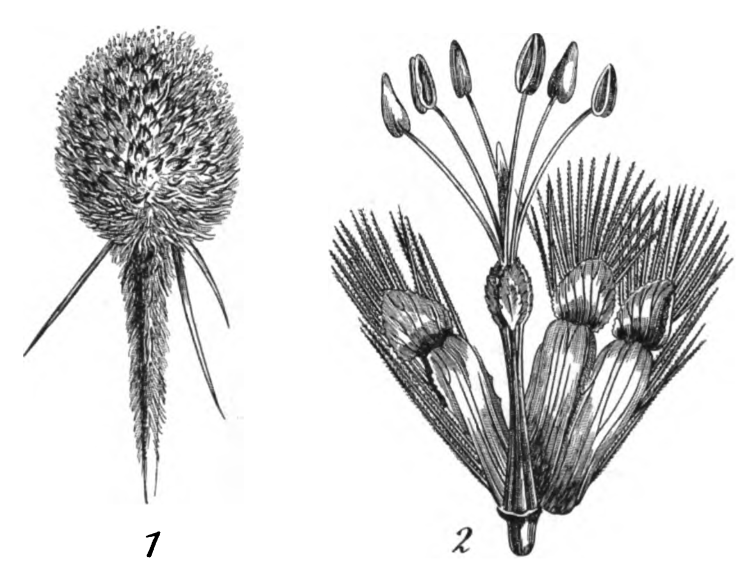


Fig. 521. **Dasypogon bromeliaeformis** R. Br. 1 Infloreszenz nach Baillon. 2 Blüte stark vergrößert, der Sepalarkreis geöffnet, nach R. Brown in Flinders Voy., II, t. 8.

an *Bromeliaceen* und *Dasylirion* erinnernde Pflanzen, bei denen die Verwachsung der Karpelle so weit fortgeschritten ist, daß das Ovar 1-fächerig oder unvollkommen 3-fächerig geworden ist und bei denen von den 3 Ovulis 2 schon zur Blütezeit verkümmern; die Frucht springt nicht auf. Sepala sowie Petala sind häutig und unten zu einer Röhre verwachsen.

Nahe mit diesen Familien verwandt sind die

Calectasiaceae,

wozu *Kingia, Baxteria* und *Calectasia,* ebenfalls australische Genera, gehören. Ihre Fruchtknoten sind noch 3-fächerig.



Fig. 522. Calectasia cyanea R. Br., nach R. Brown in Flinders Voy., II, t. 9. Links: Blüte; rechts: blühendes Stammstück.

Juncaceae.

Betrachtet man eine Blüte der *Juncaceen,* die einer *Luzula* z. B., so zeigt sie offenbar manche Uebereinstimmung mit der der *Lomandraceen,* auch sie hat 3-fächerige Fruchtknoten und einen Griffel, jedoch sind die 3 Narben viel länger als bei den *Lomandraceen,* zumal bei *Luzula* und *Juncus.* Das ist aber wohl nur als Anpassung an die hier sehr stark vorherrschende Windbestäubung erworben. Bedenkt man nun weiter, daß es unter den *Juncaceen* noch eine baumartige Gattung,

nämlich *Prionium* aus dem Kaplande gibt, so kann man die *Juncaceen* sehr gut als reduzierte *Lomandraceen* auffassen.

Es gehören hierher: *Prionium, Oxychloe, Distichia, Marsippospermum, Rostkovia, Juncus* und *Luzula*; die Figg. 523, 524 geben wohl einen genügenden Eindruck dieser Familie.

Die weitere Ausbildung der Windblütigkeit hat zweifellos von den *Juncaceen* ausgehend zur Bildung der Familien der *Cyperaceen* und *Gramineen* geführt.

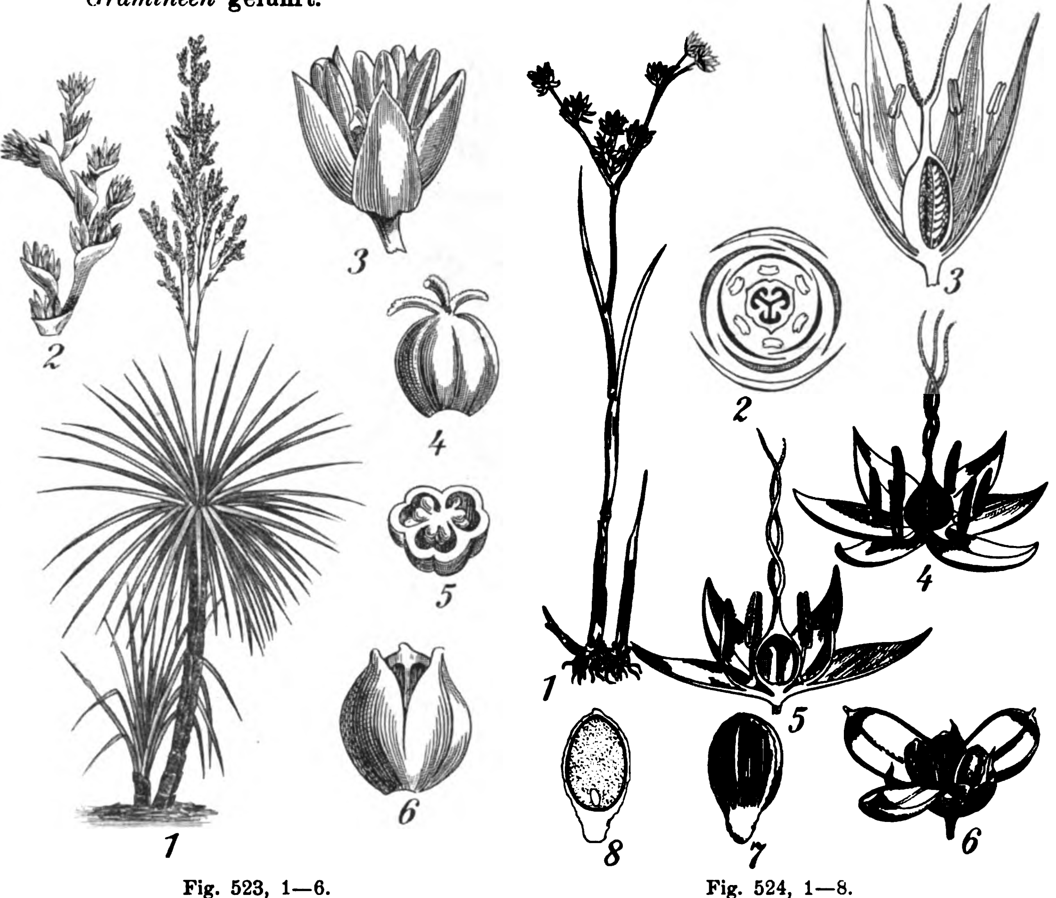


Fig. 523, 1—6. Fig. 524, 1—8.

Fig. 523. Prionium serratum DRÈGE, nach BUCHENAU in Bot. Mag., t. 5722. 1 Eine junge und eine blühende Pflanze. 2 Zweig der Infloreszenz. 3 Blüte. 4 Fruchtknoten. 5 Selbige quer durchschnitten. 6 Reife Frucht.

Fig. 524. Juncus-Luzula, nach BAILLON. 1—3 Juncus bulbosus. 1 Habitus. 2 Blütendiagramm. 3 Halbierte Blüte. 4—8 Luzula campestris. 4 Blüte. 5 Selbige halbiert. 6 Aufgesprungene Frucht. 7 Same. 8 Selbiger halbiert.

WETTSTEIN sucht die Verbindung der *Juncaceae* mit den *Cyperaceen* mittels der

Flagellariaceae

herzustellen, welche jedoch meines Erachtens besser von *Littonia*-artigen *Melianthiaceen* durch Anpassung an Windbestäubung hergeleitet werden

können. Das Perianth ist infolgedessen hochblattartig geworden, die Narben sind stark entwickelt. Die Formel ist S 3, P 3, St 6, C (3 + 3). Hierher gehören *Flagellaria, Joinvillia* und *Susum*. Die Nebeneinanderstellung der Figuren von *Littonia* und *Flagellaria* (Fig. 525) macht die Ableitung wohl klar.

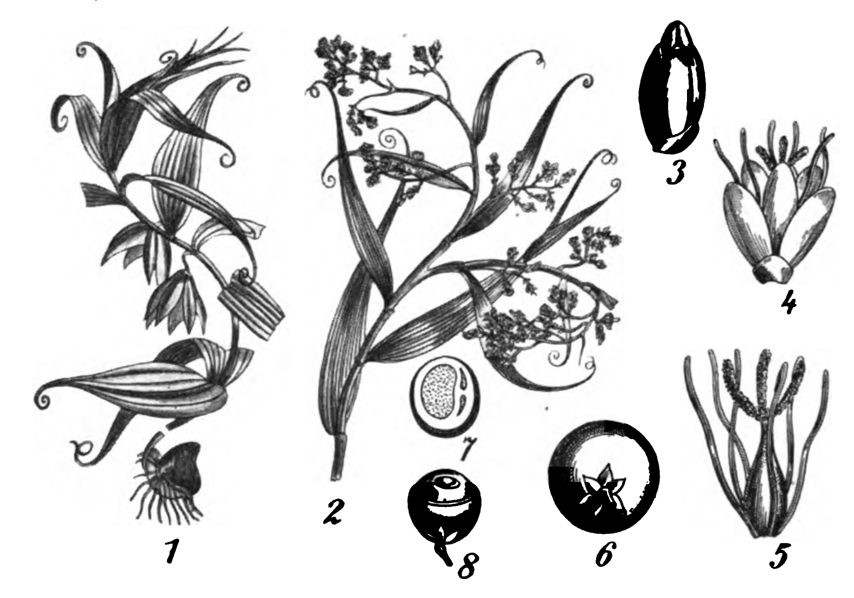
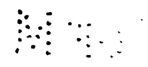


Fig. 525. 1 Littonia (Melianthaceae). 2—8 Flagellaria (Flagellariaceae). 1 Littonia modesta HOOK, nach Bot. Mag., t. 4723. 2—8 Flagellaria indica L., nach ENGLER. 2 Ende eines Zweiges. 3 Blütenknospe mit dem Tragblatt. 4 Blüte mit dem Tragblatt, die Stamina haben die Antheren bereits verloren. 5 Blüte nach Entfernung des Perianths. 6 Frucht. 7 Selbige im Querschnitt. 8 Frucht so geöffnet, daß der Same sichtbar wird.

Die extremste Anpassung an Windbestäubung zeigen die *Cyperaceae* und *Graminaceae*, welche also jetzt behandelt werden mögen. Der zweite Teil der Liliifloren fängt S. 792 an.



Sechsundzwanzigste Vorlesung.

Die Monokotylen mit Ausnahme der Spadiciflorae.

IV. Die Glumifloren.

Die Familie der

Cyperaceae

wurde 1742 von HALLER von den *Gramineen,* mit denen sie bis dahin zusammengeworfen wurden, getrennt unter dem Namen *Cyperi;* ihren jetzigen Namen erhielten sie erst 1805. Die Familie ist sehr groß, so zählte 1883 BENTHAM und HOOKER zu ihr schon 2200 Arten in 61 Gattungen, während PAX in ENGLER und PRANTL schon 3000 Arten zählt. Die *Cyperaceae* stellen eine vorwiegend an extratropische Verhältnisse angepaßte anemophile Familie dar mit reduziertem oder fehlendem Perianth, mit Reduktion in der Zahl der Stamina, welche meistens 3 beträgt, und mit 3 oder 2 Karpellen, welche ein einfächeriges Ovar bilden. Nur ein grundständiges, umgewendetes Ovulum ist vorhanden. Die Blüten sind hermaphrodit oder eingeschlechtlich. Es sind grasartige Gewächse mit geschlossenen Blattscheiden, welche sich von den Gräsern, denen sie habituell sehr ähnlich sehen können, meistens durch die nicht knotigen, dreikantigen Stengel leicht unterscheiden lassen. Anatomisch sind *Cyperaceae* und *Gramineae* dadurch miteinander verbunden, daß sie denselben Spaltöffnungstypus haben. Die Schließzellen sind hier nämlich von hantelförmiger Gestalt, und damit verbunden findet eine eigentümliche Oeffnungsweise statt, worüber HABERLANDT, Physiologische Pflanzenanatomie, 3. Aufl., p. 400, nachzulesen ist. Nach PORSCH (Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie, Jena, Fischer, 1905) ist der *Gramineen*-Typus das Endprodukt einer allmählichen xerophilen Umbildung des ursprünglichen *Liliifloren*-Typus, und unter letzteren zeigen die xerophilen *Juncaceae* die nächste Annäherung an den *Gramineen*-Typus, was einen gemeinsamen Ursprung von *Cyperaceen* und *Gramineen* aus *Juncaceen*-artigen *Liliifloren* wahrscheinlich macht. Es sind Wasser-, Sumpf- oder Landgewächse.

BAILLON zerlegt die Familie in 3 Unterfamilien, welche wie folgt charakterisiert werden (zum Teil nach BAILLON, zum Teil nach PAX):

I. *Oreoboleae.* Blüten hermaphrodit, mit einem aus 2 dreiblätterigen Kreisen bestehenden Perianth versehen. Die Tepala fast ganz gleich, an der Spitze des Blütenstieles stehenbleibend, nachdem die 3-furchige Frucht abgefallen ist. 1 Gattung: *Oreobolus.*

II. *Cypereae* (*Scirpoideae* PAX). Aehrchen ohne Endblüte. Blüten hermaphrodit (oder anscheinend so), selten mit Reduktion der Stamina bis auf die Filamente allein, oder bisweilen die obere Blüte durch Abort männlich. 20 Gattungen.

III. *Cariceae* (*Caricoideae* PAX). Scheinährchen eingeschlechtlich oder androgyn. Blüten seltener hermaphrodit, meist diklin monöcisch: ♂ und ♀ Blüten schließen Achsen ungleicher (bisweilen scheinbar gleicher) Ordnung ab.

Von diesen stehen die

Oroboleae

den *Juncaceen* am nächsten; ihnen gehört nur die eine Gattung

Oreobolus

an. Hierher gehören 2 oder 3 Arten aus Südaustralien, Neuseeland und den arktischen und andinen Regionen Südamerikas. Es sind niedrige perennierende Kräuter vom Habitus gewisser *Juncaceae*. Ihr kurzer cäspitöser Stengel teilt sich von der Basis an in zahlreiche polsterförmig angeordnete Zweige mit distichen, reitenden oder unregelmäßig imbrikaten, linearen, schmalen Blättern (Fig. 526, 1). Ihre Blüten werden von einem eckigen oder komprimierten, sich nach der Anthese verlängernden Stiele getragen. An der Spitze dieses Stieles befinden sich einige imbrikate Brakteen, welche die Basis eines kleinen terminalen Aehrchens einhüllen; oft findet sich noch ein zweites laterales, jüngeres Aehrchen vor.

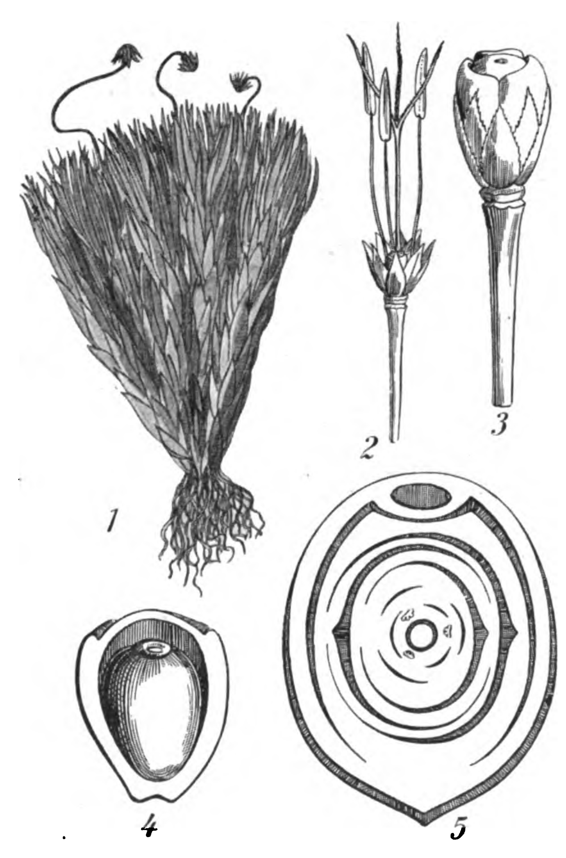


Fig. 526. Oreobolus Pumilio. 1 Habitus nach einem Exemplar im Reichsherbarium zu Leiden. 2 Einblütiges Aehrchen. 3 Frucht mit Diskuslappen. 4 Frucht halbiert, den Samen zeigend. 5 Diagramm des einblütigen Aehrchens. 2—5 nach BAILLON.

Die Blüten haben ein doppeltes Perianth wie bei den *Juncaceen*. Es ist auf einem kleinen konvexen Receptaculum inseriert und besteht aus 6 biseriaten, kleinen, grünen, persistenten, unter sich gleichen Blättern. Das Androeceum besteht aus 3 Staubblättern, die denen von *Cyperus* ähnlich sind, sie stehen im Kreise um das oberständige freie Ovarium, welches ebenfalls dem von *Cyperus* gleicht. Es enthält ein einziges, subbasiläres, anatropes Ovulum und trägt einen Griffel mit 3 langen Narben. Die Frucht, welche vom persistenten Perianth um-

geben bleibt, ist trocken, stumpf an der Spitze, nicht aufspringend, und zeigt ihren Ursprung aus 3 Karpellen noch durch 3 Längsfurchen an der Basis. Die 3 lappenförmigen Gebilde, welche BAILLON um die Frucht herum abbildet, sind wohl Diskuslappen.

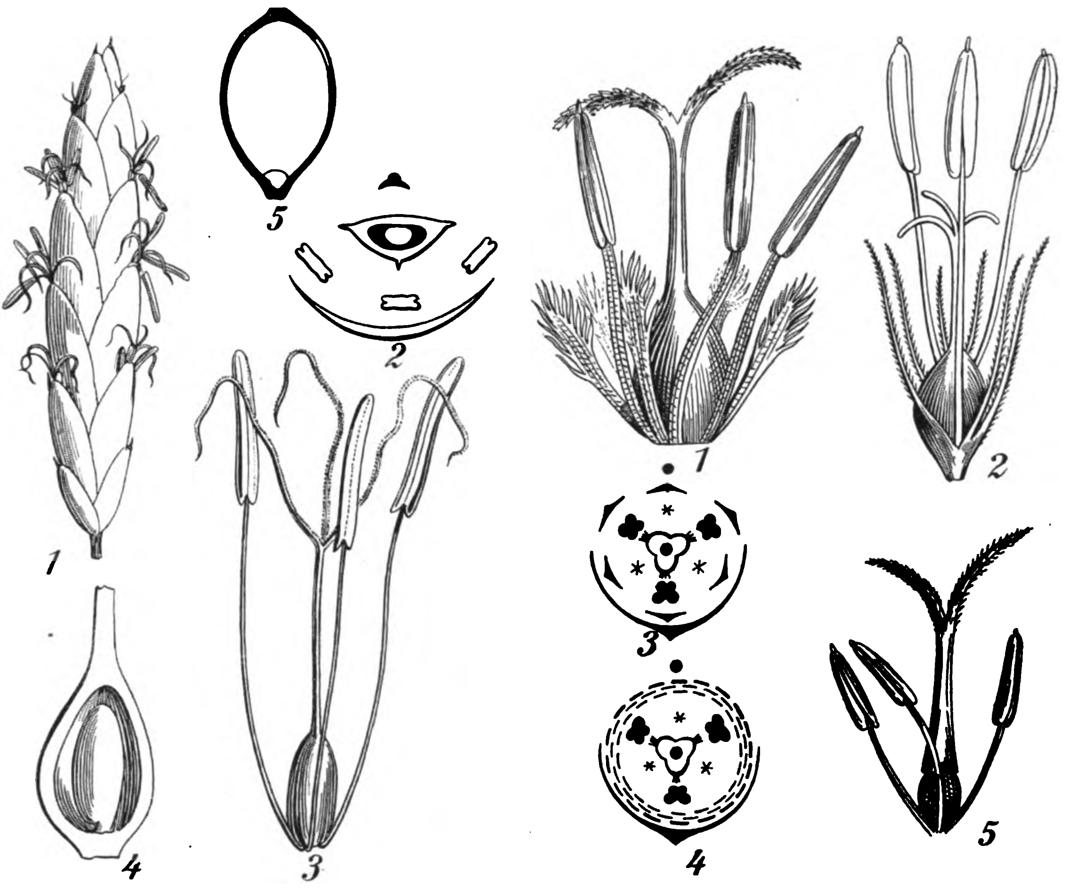


Fig. 527, 1—5. Fig. 528, 1—5.

Fig. 527. Cyperus longus, nach BAILLON. 1 Aehrchen. 2 Diagramm der perianthlosen Blüte und ihrer Braktee. 3 Blüte. 4 Fruchtknoten der Länge nach aufgeschnitten. 5 Same.

Fig. 528. Blüten von Cyperaceen. 1 Scirpus littoralis SCHRAD., nach PAX. 2 Scirpus lacustris, nach WARMING. 3 Scirpus silvaticus, nach WARMING. 4 Eriophorum angustifolium, nach WARMING. 5 Fimbristylis dichotoma VAHL., nach NEES.

Die

Cypereae

verdanken ihren Namen der Gattung *Cyperus*, deren Blüten, wie Fig. 527 zeigt, durch gänzlichen Verlust des Perianths leicht aus denen von *Oreobolus* hervorgegangen sein können.

Andere *Cyperus*-Arten haben noch stärker reduzierte Blüten, indem nur 2 Stamina und 2 Narben übrig bleiben, ja *C. cephalotus*, welchen

man deswegen wohl zur Gattung *Anosporum* hat erheben wollen, hat sogar einen ungeteilten Griffel.

Die Schuppen der Aehrchen, die Tragblätter der Blüten also, stehen bei *Cyperus* und seinen nächsten Verwandten (*Carpha, Dulichium, Courtoisia, Kyllingia, Androtrichum, Hemichlaena, Cyperus* inkl. *Pycreus, Juncellus, Anosporum, Papyrus*) zweizeilig, jedoch stehen sie bei *Cyperus pygmaeus* ROTTB. imbrikat zweizeilig, dreizeilig oder gar unregelmäßig,

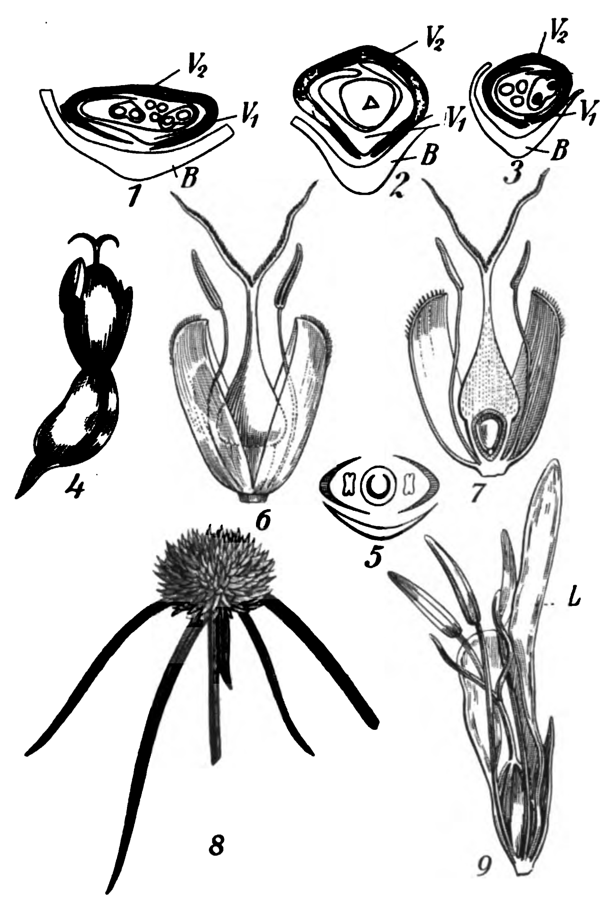


Fig. 529. Hypolytroideen. Blüten mit Vorblättern. 1—3 Lipocarpha argentea, nach GOEBEL. 1 Querschnitt durch eine Zwitterblüte. 2 Idem durch eine weibliche Blüte. 3 Idem durch eine Blüte mit nur einem Staubblatt. B Braktee. V_1, V_2 Die beiden medianen Vorblätter. 4 Hemicarpha mit einem einzigen medianen Vorblatte. 5—7 Hypolytrum, nach BAILLON, mit 2 transversalen Vorblättern. 8, 9 Ascolepis, nach BAILLON. L Das löffelartige Gebilde, aus dem Verwachsen zweier lateraler Vorblätter gebildet.

so daß diese Art den Uebergang bildet zu der Gattung *Scirpus* und ihren Verwandten (*Ficinia, Eriophorum, Fuirena, Scirpus, Heleocharis, Pentasticha, Fimbristylis, Psilocarya, Dichromena*), bei denen die Tragblätter der Blüten spiralig sind. Das Perianth braucht aber bei *Scirpus* und seinen Verwandten keineswegs so stark reduziert zu sein wie bei *Cyperus*. So besteht bei *Scirpus littoralis* (Fig. 528, 1) das Perianth deutlich aus

6 Blättchen, bei *Sc. lacustris* aus 6, Blättern entsprechenden Borsten, bei *Eriophorum* steht an Stelle des Perianths eine unbestimmte Anzahl von Haaren, bei *Fimbristylis* fehlt es ganz.

Die oberen Blüten der Aehrchen sind vielfach männlich.

Während den bisher besprochenen Gruppen der *Cyperaceen*, den *Cyperoideen* und den *Scirpoideen*, Vorblätter völlig abgehen, finden wir solche wohl bei der Untergruppe der *Hypolytroideen*, und zwar bei *Lipocarpha* 2 mediane Vorblätter, bei *Hemicarpha* nur ein medianes, und zwar hinteres Vorblatt und bei *Ascolepis* und *Hypolytrum* 2 transversale Vorblätter, welche bei *Ascolepis* zu einem löffelartigen Gebilde verwachsen sind, das die Blüte mehr oder weniger einhüllt. Die Blüten stehen auch hier in der Achsel eines Tragblattes.

Diese Formen mit Vorblättern bilden den Uebergang zu jenen

Cariceen,

welche mit *Carex* am nächsten verwandt sind, nämlich *Carex*, *Uncinia*, *Hemicarex*, *Kobresia*, *Schoenoxiphium* und *Elyna*, bei denen ein sogenannter Utriculus vorhanden ist, d. h. ein adossiertes 2-kieliges Vorblatt (oder vielleicht ein als aus 2 verwachsenen Vorblättern entstanden aufzufassendes Organ), das sich um die Blüte herumbiegt

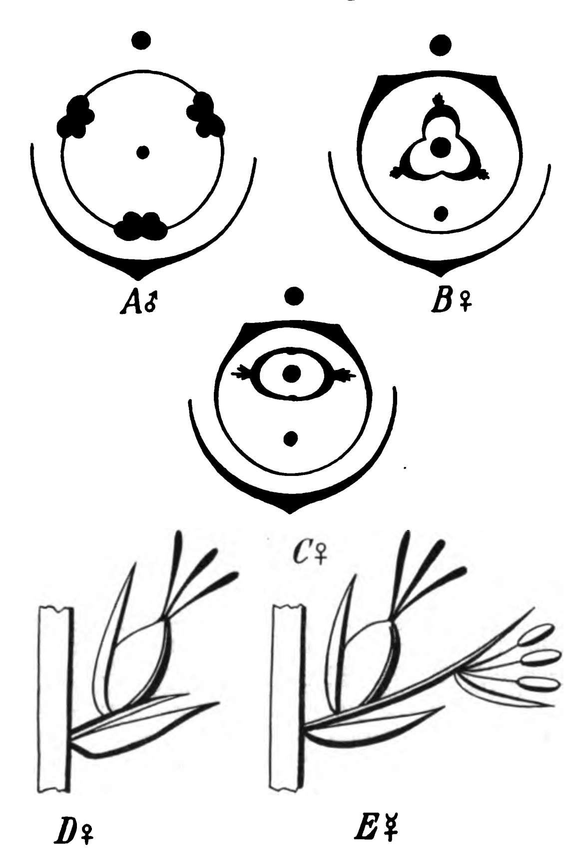


Fig. 530. Carex, nach WARMING. A Grundriß einer ♂ Blüte, B einer ♀ Blüte mit 3 Narben, C einer ♀ Blüte mit 2 Narben. D Schematische Figur einer ♀ „Blüte", E eine solche des androgynen Scheinährchens von Elyna.

und sie nach Verwachsung seiner Ränder ganz einhüllt. Es würde hier ein Homologon mit den Blüten der *Hypolytroideen* vorliegen, wenn wir annehmen dürfen, daß die spelzenartigen Blätter der männlichen Blüten der *Cariceen* dem Utriculus homolog sind.

Kompliziert wird die Sache aber dadurch, daß bei *Carex* die ♀ Blüte, deren Vorblatt der Utriculus ist, morphologisch als ein bis auf diese Blüte reduziertes Aehrchen betrachtet werden muß, wie aus folgendem hervorgeht. Betrachten wir von den *Cariceen* zunächst *Schoenoxiphium rufum*, die einzige Art dieser Gattung, welche in Südafrika heimisch ist, so sehen wir eine Pflanze, deren Gesamtblütenstand rispig ist.

Untersuchen wir denjenigen Teil davon, der uns auf den ersten Blick als ein Aehrchen erscheint, so sehen wir, daß hier in der Tat ein Aehrchen vorliegt, das in der Achsel einer Braktee steht und ein adossiertes Vorblatt (Utriculus) hat, welches die einzige weibliche Blüte des Aehrchens, überdies aber auch den unteren Teil der Achse des Aehrchens umschließt, der erst oberhalb des Ovars der ♀ Blüte aus dem Utriculus heraustritt und dann eine Anzahl männlicher Blüten produziert (Fig. 531, 1). Das Aehrchen ist hier also androgyn. Oefters aber werden, zumal hoch an der Gesamtinfloreszenz, die Aehrchen weiblich, indem die Aehrchenachse an ihrer Spitze keine ♂ Blüten

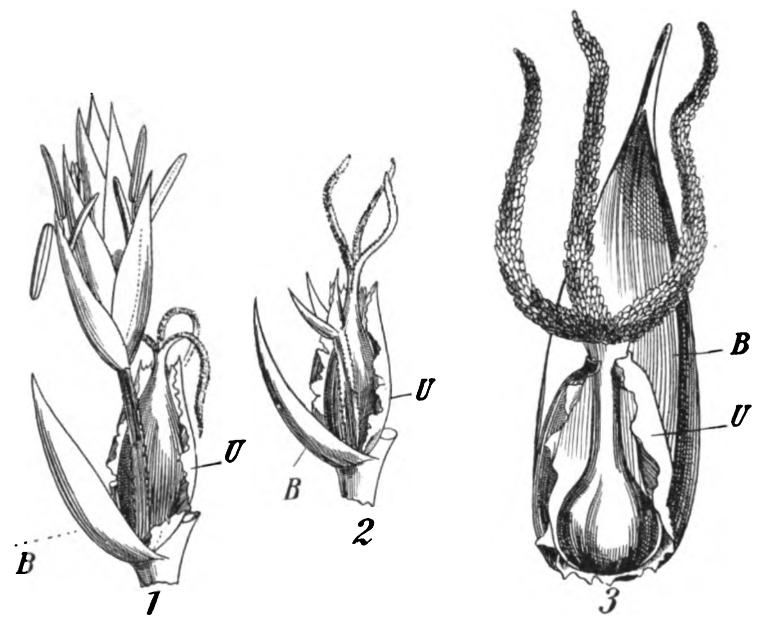
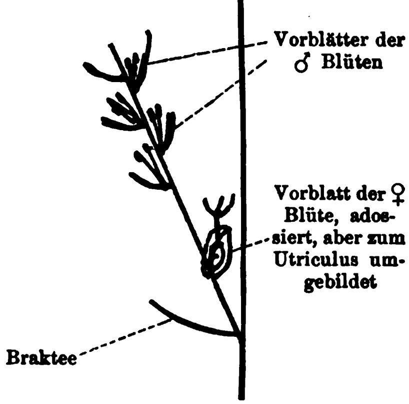


Fig. 531. Schoenoxiphium und Carex, nach BAILLON. In allen Figuren: B Braktee, U Utriculus; der Utriculus überall aufgerissen, um die innerhalb desselben vorhandenen Gebilde zu zeigen. 1 Hermaphrodites Aehrchen von Schoenoxiphium mit unten eine ♀, oben mehrere ♂ Blüten. 2 Weiblich gewordenes Aehrchen von Schoenoxiphium durch Abort der ♂ Blüten, der Stiel des ♂ Teiles des Aehrchens aber noch vorhanden. 3 Carex, das Aehrchen durch völligen Verlust aller Teile mit Ausnahme derjenigen der ♀ Blüte auf eine ♀ Blüte reduziert.

mehr hervorbringt; es bleibt dann nur noch innerhalb des Utriculus der untere Teil der Aehrchenachse übrig (Fig. 531, 2). Von einem solchen Aehrchen ist es zu der ♀ „Blüte“ von *Carex* nur ein Schritt, wie Fig. 531, 1—3 zeigt.

Bei *Schoenoxiphium* steht also in der Achsel einer Braktee ein Aehrchen, das unten eine weibliche Blüte mit ihrem Vorblatt, dem Utriculus, trägt und weiter oben eine Anzahl männlicher Blüten mit je einem nicht utriculus- sondern spelzenförmigen Vorblatt (Fig. 531, 1). Bei *Schoenoxiphium* umhüllt der Utriculus die Aehrenachse; bei *Carex* ist in dem auf eine Blüte reduzierten weiblichen Aehrchen die Aehrchenachse bis auf einen oft nur im Jugendzustande nachweisbaren Höcker, der sich innerhalb des Utriculus befindet, reduziert. Abnormer-

weise kann sich aber bei *Carex* dieser Höcker, der übrigens bei mancher Art, z. B. bei *C. acutiformis,* noch ziemlich spät als Achse vorhanden ist, noch wieder zu einem ♂ Blüten tragenden Aehrchen verlängern und so der Zustand von *Schoenoxiphium* wieder auftreten. Schwinden der ♀ Blüte führt natürlich zum Auftreten ♂ Aehrchen. Die Deutung des *Carex*-Aehrchens wäre demnach diese: Der Utriculus nimmt bei *Carex* dieselbe Stellung ein wie die Palea superior bei den Gräsern, die Braktee die Stellung der Palea inferior, und sowie bei den Gräsern die Palea superior oft zweikielig ist, so ist dies auch bei den *Carices* mit dem Utriculus der Fall.



Die nächsten Verwandten von *Carex* lassen sich nun leicht in folgender Weise unterscheiden:

A. Aehrchen zweiblütig, androgyn . . . . *Elyna.*
B. Aehrchen androgyn, mehrblütig . . . . *Schoenoxiphium.*
C. Aehrchen (scheinbare Blüte) einblütig, selten androgyn, meist eingeschlechtlich.
  a) Aehrchenachse, an welcher die ♀ Blüte steht, stets wahrnehmbar, wenn auch nur rudimentär vorhanden.
    α) Utriculus der ♀ Blüte ausgebreitet, nicht schlauchförmig, Aehrchenachse nur wenig entwickelt . . . . *Kobresia.*
    β) Utriculus der ♀ Blüte bis zur Mitte oder fast bis zur Mitte verwachsen, Aehrchenachse den Utriculus nicht überragend . . . . *Hemicarex.*
    γ) Utriculus bis zur Spitze schlauchförmig verwachsen, Aehrchenachse trichomatisch, häufig widerhakenartig . . . . *Uncinia.*
  b) Aehrchenachse, an welcher die ♀ Blüte steht, meistens nur in den allerersten Entwickelungsstadien wahrnehmbar, später schwindend, Utriculus bis zur Spitze schlauchförmig, verwachsen *Carex.*

Den Anfang der Gattungsreihe, deren Aehrchen auf eine Blüte reduziert sind, bildet demnach *Kobresia,* bei welcher die Vorblätter der ♀ und ♂ Blüte noch gleich, blattartig sind, bei *Hemicarex* hat die Bildung eines schlauchförmigen Vorblattes bei den ♀ Blüten angefangen, welche bei *Uncinia* und *Carex* als Utriculus zur vollen Ausbildung gekommen ist. In den auf eine Blüte reduzierten weiblichen Aehrchen von *Uncinia* ist der Rest der Aehrchenachse noch groß genug, um über die Mündung des Utriculus hervorzuragen, bei *Carex* ist er in normalen Fällen so reduziert, daß er nur noch in der Jugend innerhalb des Utriculus sichtbar ist, bisweilen aber, wie schon bemerkt, z. B. bei *Carex acutiformis,* ziemlich spät noch deutlich vorhanden.

Bei *Carex* ist also die anscheinend ♂ Blüte in der Tat eine Blüte, ihr anscheinendes Tragblatt ein Vorblatt; die ♀ Blüte hingegen ein einblütiges Aehrchen, ihr anscheinendes Tragblatt in der Tat ein Tragblatt, während ihr Vorblatt zu einem Utriculus umgebildet ist.

Wir haben von den *Cyperaceen* nur einige Formen besprechen können, um im großen und ganzen anzugeben, wie unseres Erachtens die Entwickelung hat stattgreifen können. Die Familie verdiente aber sehr eine vergleichende entwickelungsgeschichtliche Studie zur Feststellung ihrer Verwandtschaftsverhältnisse. Auf anatomischen Merkmalen fußend, lieferte Plowman (The Comparative Anatomy and Phylogeny of the Cyperaceae, Annals of Bot., 1906, p. 1 ff.) dazu einen ersten Beitrag, auf welchen hier verwiesen werden mag. Bevor auch nur halbwegs sichere Resultate gezogen werden können, ist Berücksichtigung nicht nur eines, sondern aller Merkmale nötig. Ob nämlich alle Gruppen, welche zu den *Cariceen* gebracht werden, in der Tat dahin gehören, ist mir sehr zweifelhaft.

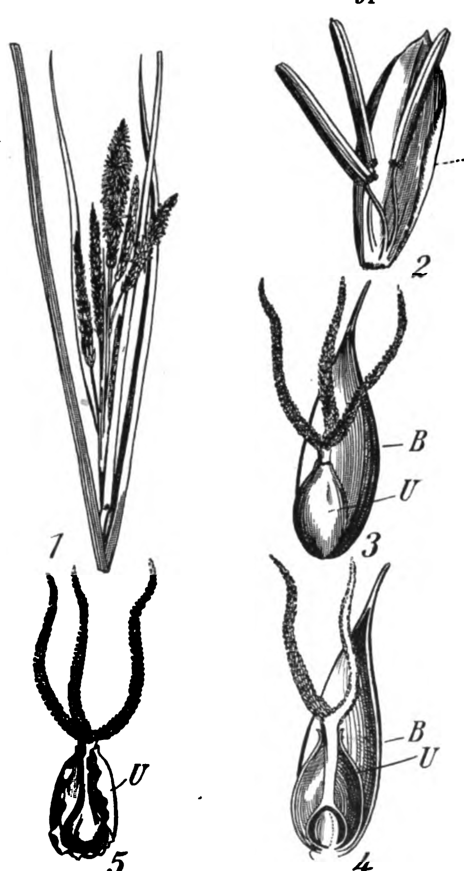


Fig. 532. Carex, nach Baillon. V Vorblatt, U Utriculus (dem Vorblatt entsprechend), B Braktee. 1 Infloreszenz. 2 ♂ Blüte. 3 ♀ „Blüte" mit Braktee. 4 Idem, halbiert. 5 ♀ „Blüte" nach Aufreißen des Utriculus und Entfernung der Braktee.

Pax unterscheidet unter den *Cariceen* (bei ihm *Caricoideen* genannt):

A. *Rhynchosporeae:*
Oreobolus (von uns schon zu einer eigenen Gruppe gebracht), *Trianoptiles, Cyclocampe, Schoenus, Mesomelaena, Asterochaete, Lepidosperma, Tricostularia, Decalepis, Arthrostylis, Reedia, Cladium, Remirea, Actinoschoenus, Rhynchospora, Cyathochaete.*

B. *Gahnieae:*
Elynanthus, Gahnia, Caustis, Evandra.

C. *Chrysitrichineae:*
Scirpodendron, Diplasia, Chrysithrix, Lepironia, Chorisandra, Mapania, Exocarya.

D. *Hopiinae:*
Calyptrocarya, Becquerelia, Pteroscleria, Hoppia, Cryptangium, Lagenocarpus.

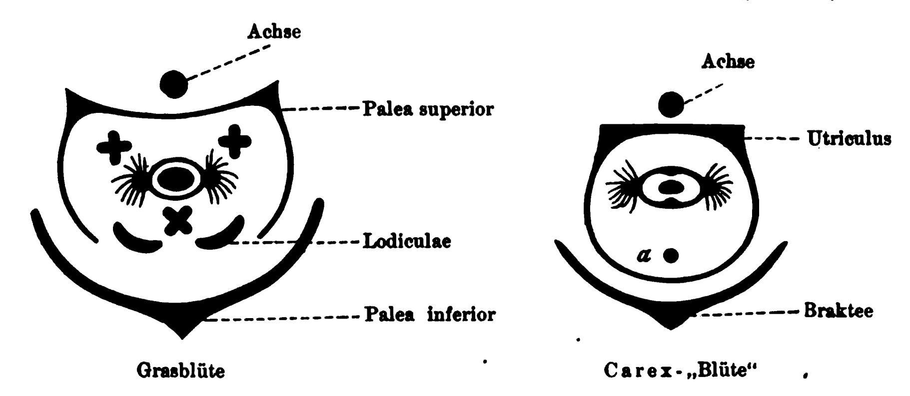
E. *Sclerieae:*
Eriospora, Fintelmannia, Cephalocarpus, Scleria, Acriulus, Didymia.

F. *Cariceae:*
Elyna, Schoenoxiphium, Kobresia, Hemicarex, Uncinia, Carex.

Die weitgehendste Anpassung an Windbestäubung hat zweifellos die Familie der

Graminaceae

erworben. Vergleicht man das Diagramm einer *Graminaceen*-Blüte, einer gewöhnlichen Grasblüte z. B. mit dem einer ♀ *Carex*-„Blüte",



Grasblüte Carex-„Blüte"

so fällt sofort die große Aehnlichkeit zwischen der Palea superior der Grasblüte und dem Utriculus von *Carex* einerseits und die zwischen der Palea inferior und der Braktee von *Carex* andererseits auf, und man würde, da wir gesehen haben, daß die scheinbare ♀ Blüte von *Carex* keine Blüte, sondern eine reduzierte Infloreszenz (Aehrchen) ist, dazu neigen, auch die Grasblüte als eine Infloreszenz aufzufassen. Dagegen würde der Umstand, daß in der *Carex*-Blüte in der Jugend noch ein Rest der Aehrchenachse (a) vorhanden ist, welche der Grasblüte fehlt, nicht zu sehr in die Wage fallen, denn wenn ein Organ so weit schwinden kann, wie das bei *Carex* nachgewiesenermaßen der Fall ist, so ist es bis zu diesem völligen Schwinden nur ein ganz kleiner Schritt.

In der Tat betrachtet denn auch einer der besten *Gramineen*-Kenner, Hackel, die Gras-„Blüte" als ein einblütiges Aehrchen, die Palea superior als ein adossiertes Vorblatt. Die eigentliche Blüte fängt bei ihm mit den Sporophyllen an, denn seiner Auffassung nach sind die beiden Lodiculae nur ein gespaltenes zweites, die dritte Lodicula, welche man z. B. bei *Stipa* und mehreren *Bambuseen* antrifft, ein drittes Vorblatt. Die eigentliche Blüte ist also bei den *Gramineen* nach Hackel völlig nackt.

Bei v. Wettstein ist ebenfalls die Palea superior ein Vorblatt, doch fängt die Blüte schon mit den Lodiculae an, von denen er, wenn er sie auch nicht mit Perianthblättern homologisiert, doch sagt, daß sie an der Stelle stehen, wo das Perianth zu suchen wäre.

Nach Celakovsky endlich ist die Palea inferior eine Braktee, welche in ihrer Achsel eine vorblattlose Blüte trägt. Die von den meisten Autoren als Vorblatt gedeutete Palea superior ist ein Verwachsungs-

produkt zweier Blätter, welche mit einem gelegentlich beobachteten dritten, der Palea inferior gegenüberliegenden Blatte, das äußere Perianth darstellen. Die Lodiculae, welche, wie wir sahen, bei *Bambuseen* und *Stipa* in der Dreizahl vorhanden sind, bilden das innere Perianth.

Dieser Auffassung ist vor kurzem auch SCHUSTER (Flora 1910) beigetreten, der überdies nachwies, daß man den einfächerigen Fruchtknoten als ein Verwachsungsprodukt dreier Karpelle betrachten kann. Aus diesem Grunde leitet er die Grasblüte von einer gewöhnlichen 3-gliederigen Monokotylenblüte in folgender Weise ab (Fig. 533):

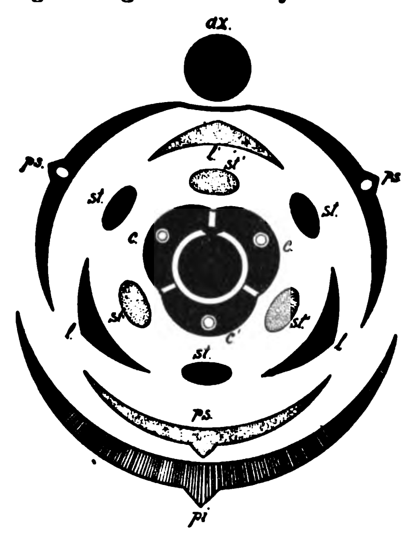


Fig. 533. Diagramm der Grasblüte nach der Ansicht SCHUSTERs. ax Achsenende der Aehrchenachse, pi Palea inferior, ps Palea superior = äußeres Perigon, l Lodiculae = inneres Perigon, st äußerer Staubblattkreis, st' innerer Staubblattkreis, c laterale Karpelle, c' dorsales Karpell. Die nicht persistierenden Teile sind punktiert gezeichnet.

In dieser Weise läßt sich denn die Grasblüte ganz gut von einer *Luzula*-Blüte z. B. ableiten, weshalb ich die *Gramineen*, sowie die *Cyperaceen* aus den *Juncaceen* hervorgehen lasse.

Betrachten wir also zunächst die *Gramineen* im allgemeinen. Es sind Pflanzen mit meistens hohlen und knotig [1]) gegliederten Stengeln, die z. B. bei verschiedenen *Bambuseen* riesige Dimensionen (bis über 40 m Länge) erreichen können und dann verholzen. Im Gegensatz zu den *Cyperaceen*, bei denen die Blattscheiden geschlossen sind, sind sie bei den *Gramineen* meistens offen, nur wenige *Bromus*-Arten, *Poa pratensis, P. trivialis, Dactylis, Melica* u. a. haben geschlossene Scheiden. An der Grenze zwischen Scheide und Lamina des Blattes, an dem Punkte also, wo die Lamina scheinbar am Stengel inseriert ist, findet sich ein vielfach trockenhäutiger, meist chlorophylloser Auswuchs, die Ligula. Diese erreicht bei verschiedenen Gräsern sehr verschiedene Ausbildung; bei *Psamma arenaria* kann sie bis 4 cm lang werden; sie ist hier von Blattnerven durchzogen, die von chlorophyllhaltigem, mit Spaltöffnungen versehenem Gewebe begleitet sind. Auch bei anderen Gräsern mit gut entwickelter Ligula, wie *Oryza sativa, Arundinaria japonica,* enthält sie Gefäßbündel, meist aber besteht sie nur aus parenchymatischem Gewebe. Sie ist ein Auswuchs der Blattoberseite, welcher nach GOEBEL hauptsächlich ein Verschlußmittel ist, sei es, daß sie die Knospe nach oben abschließt, wie bei *Oryza*, sei es, daß sie einen gewissen Abschluß der Knospe beim Durchtritt des jeweilig jüngsten Blattes ermöglicht. Bisweilen wird sie verstärkt durch Auswüchse an der Basis der Blattspreite, sogenannte Blattsicheln (vergl. *Oryza*, Fig. 534, 5—7).

Auch bei den Hochblättern der Gräser, bei den Hüllspelzen z. B., ist die Ligula oft sehr deutlich. Die Granne ist da die metamorphosierte Lamina, die Spelze selbst die Scheide (Fig. 534, 9). Wo nun, wie z. B.

---

1) Zu unterscheiden zwischen den überall (Ausnahme Molinia) vorhandenen Blattknoten und den viel selteneren Stengelknoten.

bei *Bromus Alopecurus* Poir. die Granne rückständig ist, kommt das daher, daß die Ligula gut entwickelt ist.

Die *Bambuseen* sind eigentlich die einzigen *Graminaceen* mit (außer in den Infloreszenzen) reich verzweigten Stengeln, wenn es auch bei vielen anderen tropischen *Graminaceen* Verzweigung der sterilen Stengel gibt. Der oft ausgesprochene Satz aber, daß die Stengel der Gräser sich

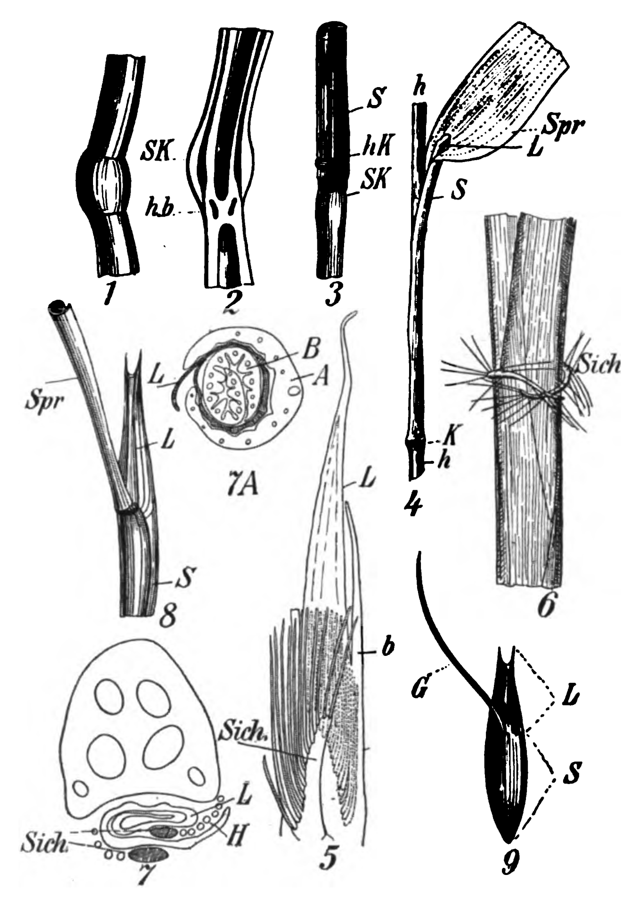


Fig. 534. 1—3 nach Hackel. 1 Halmstück von Weizen (Triticum) mit Scheidenknoten. 2 Dasselbe längs durchschnitten. SK Scheidenknoten, hb Insertionsstelle der Scheide. 3 Andropogon, die Scheide (S) auf der linken Seite entfernt, um den Halmknoten (hK) zu zeigen. SK Scheidenknoten. 4—7 nach Goebel. 4 Stengel und Blattstück einer Graminee. h Halm, S Scheide, K Anschwellung der Scheide oberhalb des Knotens, L Ligula, Spr Stück der Blattspreite. 5—7 Oryza sativa. 5 Ligula im Knospenstadium freipräpariert (b Stück des zugehörigen Blattes). Die Ligula (L) schließt die Knospe ab, die beiden Blattsicheln (Sich) dienen als Verstärkung des Ligularverschlusses, sie sind aufrecht (eine außen, eine innen). 6 Die Blattsicheln (Sich) im entfalteten Zustand, die Ligula ist vom nächst jüngeren Blatt schon durchwachsen. 7 Querschnitt durch ein Blatt oberhalb der Ansatzstelle der Ligula. Diese ist noch zusammengerollt und bildet den Knospenabschluß, sie ist verstärkt durch die im Querschnitt getroffenen aufrechten „Sicheln" (schraffiert) und deren gleichfalls quer getroffene Haare (H). 7A Alopecurus pratensis. Querschnitt durch ein Blatt (A) oberhalb der Ansatzstelle der zu ihm gehörigen Ligula (L). Im Zentrum ein zweites Blatt (B) eingeschlossen. 8—9 nach Hackel. 8 Ammophila arundinacea Host., Blatt und Ligula. Spr Blattspreite, L Ligula, S Blattscheide. 9 Hüllspelze von Bromus alopecurus Poir. G Granne = Blattspreite, L Ligula, S Blattscheide.

außer in den Infloreszenzen nicht verzweigen, trifft insoweit nicht zu, als sich alle Grashalme mindestens aus den untersten Knoten verzweigen können, was man beim Getreide „bestocken“ nennt.

Die Blätter stehen bei allen *Gramineen* streng zweizeilig, auch in den Aehrchen, nur *Streptochaeta* hat spiralig angeordnete Spelzen.

Die Blüten sind meistens hermaphrodit und stehen in Aehrchen, während diese wieder zu Aehren oder Rispen vereinigt sind.

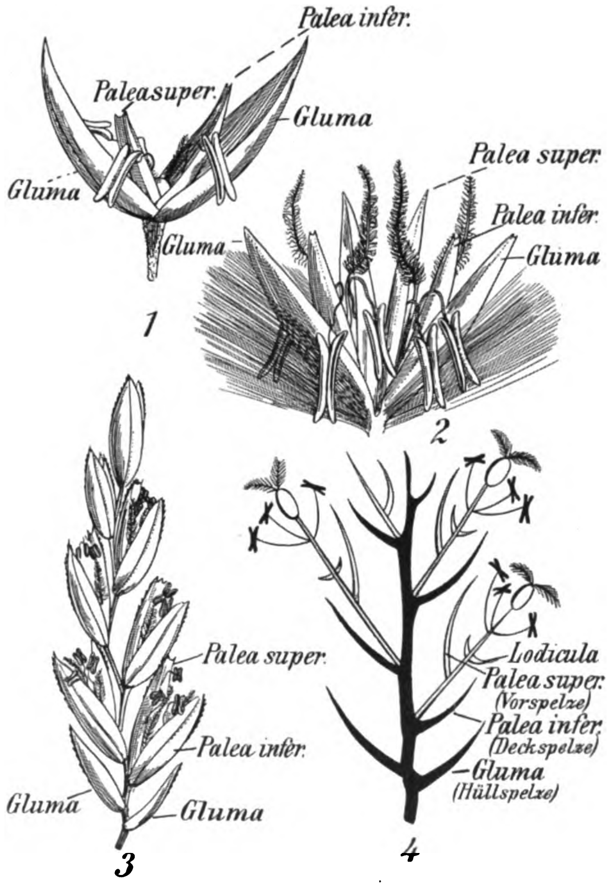


Fig. 535. Aehrchen. 1—3 nach Baillon. 1 Einblütiges Aehrchen von Agrostis. 2 Zweiblütiges Aehrchen von Saccharum. 3 Vielblütiges Aehrchen von Eragrostis. 4 Diagramm eines vielblütigen Aehrchens.

Das Aehrchen fängt mit 1—6 Hochblättern, ganz vorwiegend aber mit zwei sterilen, d. h. mit Hochblättern ohne Blüte in ihren Achseln an, mit den sogenannten Hüllspelzen oder Glumae. Dann folgt eine wechselnde Zahl von fertilen Brakteen, den sogenannten Paleae inferiores, welche in den Achseln je eine Blüte tragen. Die Aehrchen können ein- bis vielblütig sein; einblütig z. B. *Agrostis*, zweiblütig bei *Saccharum*, vielblütig bei *Eragrostis* (vergleiche Fig. 535).

Die Frucht der meisten *Gramineen* ist eine Caryopsis, d. h. eine Frucht, deren Samen fest mit dem dünnen Perikarp verwachsen ist, welches letztere die Rolle der sehr schwach entwickelten Samenschale übernimmt. Sie wird beim Mahlen nebst den nächst anhängenden Schichten des Endosperms als Kleie entfernt. Oft verwächst das Perikarp (Karpell) noch mit den Spelzen, hauptsächlich mit der Vorspelze (Palea superior), weniger mit der Deckspelze (Palea inferior). Solche Karyopsen, z. B. die der meisten Gerstenarten, nennt man beschalt. Alle anderen Fruchtarten sind selten bei den *Gramineen*. Es gibt noch Schlauchfrüchte, bei denen das Perikarp (Karpell) den Samen nur locker umgibt (also die Fruchtwand nicht mit dem Samen verwachsen ist), welche später aufspringen (z. B. *Sporobolus, Eleusine, Crypsis, Heleochloa*), Nußfrüchte bei einigen *Bambuseen* (*Dendrocalamus, Pseudostachyum, Schizostachyum* etc.) und bei *Zizaniopsis*, und

Beeren, oft sogar von Apfelgröße und eßbar, bei den *Bambuseen: Melocalamus*, *Melocanna* und *Ochlandra.* Die Beere von *Melocanna bambusoides* kann sogar einen Durchmesser von 8—13 cm erreichen.

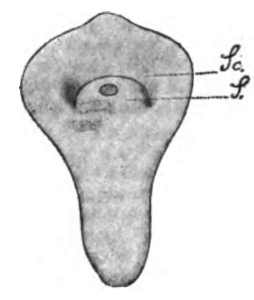


Fig. 536. Halbreifer Embryo von Hordeum hexastichum. Sc Scutellum, S junge Koleoptyle (Ligula).

Der Embryo ist meistens klein und liegt seitlich an der äußeren gewölbten Fläche des Perikarps neben dem Endosperm, das dem Endosperm anliegende schildförmige Gebilde heißt Scutellum und wird allgemein als Kotyledon gedeutet. Ihm gegenüber findet sich meistens ein schuppenförmiges Anhängsel, der Epiblast, oder das Epikotyl, das schon HACKEL als rudimentären Kotyledon deutet und das wohl sicher als solcher aufgefaßt werden muß. Die *Gramineen* sind demnach heterokotyl. Zwischen Scutellum und Epiblast liegt die Plumula. Sie wird von einem scheidenförmigen Organ, der sogenannten Koleoptile, umhüllt, welche über den Boden tritt, aber nicht ergrünt und nach GOEBEL nur den scheidenförmigen Teil desjenigen Kotyledons vorstellt, dessen Lamina das Scutellum ist. Noch besser scheint es mir, da sie sich oberhalb der Ansatzstelle des Scutellums erhebt, sie als Ligula aufzufassen (vergl. Fig. 536 und 537).

Da die Hauptwurzel endogen angelegt wird, muß sie selbstverständ-

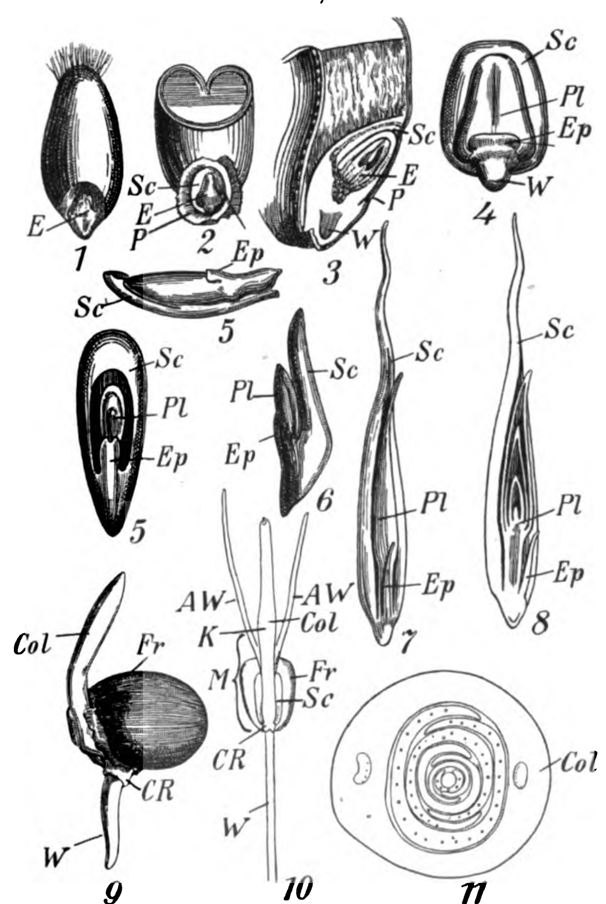


Fig. 537. 1—4 Triticum vulgare, nach HACKEL. 1 Frucht von außen gesehen. E Embryo. 2 Das Perikarp geöffnet. E Plumula, Sc Scutellum, p Perikarp. 3 Im Längsschnitt. E Plumula, Sc Scutellum, P Perikarp, W Wurzel. 4 Embryo freipräpariert. Pl Plumula, Sc Scutellum, Ep Epiblast, W Wurzel. 5 Idem, von der Seite. 5—8 Stipa, nach DESVAUX und BAILLON. Sc Scutellum, Pl Plumula, Ep Epiblast. 9—11 Zea Mais. 9 Keimende Frucht, nach BAILLON. Fr Frucht, Col Koleoptile, CR Koleorhiza, W Wurzel. 10 Keimpflanze, nach GOEBEL. W Hauptwurzel, Fr Frucht, Sc Scutellum, Col Koleoptile (Kotyledonarscheide oder meines Erachtens Kotyledonarligula), K erster Stengelknoten, M Mesokotyl, CR Koleorhiza, AW Nebenwurzel. 11 Querschnitt durch die Knospe einer Keimpflanze, nach GOEBEL. Col Koleophile.

lich das umliegende Gewebe durchbrechen, das dabei oft kragenförmig hervorragt. Diesem Kragen hat man den Namen Koleorhiza gegeben.

Meiner Auffassung nach ist also der Grasembryo heterokotyl, der eine Kotyleden hat seinen Laminarteil zum Scutellum, seine Ligula zum Koleoptil entwickelt, der andere Kotyledon ist stark reduziert, noch als Epiblast oder Epikotyl nachweisbar oder auch wohl ganz verschwunden. Die Koleorhiza ist morphologisch unwichtig, mit diesem Namen werden nur die der durchbrechenden Wurzel anliegenden Gewebeschichten bezeichnet.

Wir wollen jetzt einmal zusehen, welche *Graminee* die vermutlich am wenigsten von der gemeinsamen Stammform abweichende Blütenstruktur hat.

Das ist nach der Auffassung Schusters

Streptochaeta.

Hierher gehört nur 1 Art, *Streptochaeta spicata* Schrader, ein Gras mit verlängert-kegelförmigen Aehren aus Brasilien. Der erste, der auf die ursprüngliche Natur dieser Art hinwies, ist, soweit mir bekannt, Celakovsky gewesen, der in seinem Aufsatze: „Ueber den Aehrchenbau der brasilianischen Grasgattung Streptochaeta Schrader“, in Sitzb. k. böhm. Ges. der Wiss., 1889, p. 14 schrieb:

„Eines der interessantesten Gräser ist die brasilianische *Streptochaeta spicata* Schrad. Bau und Zusammensetzung der Aehrchen dieser Gattung weichen so sehr von dem normalen Schema der Gräser ab, daß man berechtigt und genötigt ist, sich die Frage vorzulegen, ob sich in diesem Bau eine spätere Abweichung vom normalen Bau der *Gramineen* ausspricht, oder ob nicht vielmehr die monotypische Gattung *Streptochaeta* eine sehr alte, dem ursprünglichen Typus noch nahestehende und darum so isolierte Sippe darstellt. Ich gedenke den Nachweis zu führen, daß das letztere der Fall ist, und daß die genannte Gattung darum auch imstande ist, manche zweifelhaften und strittigen Punkte des normalen Baues der Grasblüte in ein helleres und besseres Licht zu setzen.“

Aus seinen Untersuchungen schließt er:

„Die Aehrchen der Gräser sind wohl ursprünglich mehrzeilig spiralig gewesen (*Streptochaeta*) wie die Aehren und Köpfchen der *Juncaceen* und die Aehrchen der meisten *Cyperaceen*. Während aber bei den letzteren die Distichie nur bei einem geringeren Teil der Gattungen (*Cypereen*) eintrat, ist dieselbe bei den *Gramineen* allgemein herrschend geworden. Die einblütigen Aehrchen mit mehr oder weniger vollkommen terminaler Blüte sind zum großen Teil gewiß und möglicherweise überhaupt aus mehrblütigen durch Reduktion und Terminalstellung der einzigen übrigbleibenden Blüte hervorgegangen. Der Blütensproß beginnt selten (*Streptochaeta*) mit 2[1]) mehr rückwärts stehenden Vorspelzen (Paleae superiores), gewöhnlich mit einer hinteren Vorspelze (Palea superior), die noch durch ihre Zweikieligkeit und Zweispaltigkeit auf ihren Ursprung aus 2 Vorblättern hindeutet, seltener (in einblütigen Aehrchen) einfach einkielig erscheint. Das Perigon, bei den *Juncaceen*

---

1) Dies wird auch für Diachryum Hochst. und Triachyrium Gris. (zu Sporobolus R. Br. gehörig) behauptet; nach Hackel aber soll hier eine nachträgliche Spaltung stattgefunden haben, was von Schuster bestätigt wird.



und einigen *Cyperaceen* noch doppelt 3-zählig, ist bei den Gräsern zunächst (nicht durch Abortus, sondern durch phyllotaktische Variation) einfach 3-zählig geworden, blieb aber nicht lange spelzenartig (*Streptochaeta*), sondern wurde rudimentär zu Schüppchen (Lodiculae) reduziert, deren hinteres meist noch schwand, während die 2 vorderen entweder nur im Anfang ihrer Entwickelung oder ferner auch späterhin mehr oder weniger vollständig, zuletzt in ein Blatt verschmelzen, wodurch die Distichie des Aehrchens bis ins Blütenperigon durchgeführt wird. Staubgefäße ursprünglich in zwei 3-zähligen Kreisen, doch schwindet meist der innere Kreis, der äußere ist im Jugendstadium mehr nach außen zusammengerückt, manchmal auf 2 oder 1 Staubgefäß reduziert. Das Pistill besteht ursprünglich aus drei verwachsenen Karpellen, welche die 3 Narben bilden, jedoch verschmolzen phylogenetisch diese 3 Karpelle meist zu einem einzigen ungeteilten, nach vorn stehenden Blatt, wie es zumeist entwickelungsgeschichtlich auftritt; jedoch wird dasselbe bald 2-spaltig und kehrt so zum bikarpellären Zustand zurück, während das dritte vordere Karpell in dem Ganzen unterdrückt bleibt; selten kommt auch dieses zur Geltung und bildet dann die dritte Narbe; nur selten bleibt die Reduktion auf ein durch Verschmelzung der ursprünglichen 3 Karpelle entstandenes Blatt im Laufe der Entwickelung dauernd und wird dann nur eine Narbe gebildet."

Hier gelangt also Celakovsky zu folgender Auffassung des Aehrchens von *Streptochaeta*:

1) Ovar durch Verwachsung von 3 Karpellen entstanden.
2) 6 Stamina in 2 Kreisen.
3) Perigon aus 3 spelzenartigen Blättern gebildet (= Lodiculae der übrigen Gräser).
4) 2 Vorblätter (bei den anderen Gräsern zu der Palae superior verwachsen).
5) Das Deckblatt (Braktee) oder Palea inferior.
6) Mehrere Hüllblätter oder Glumae.

In seinem Aufsatz, „Das Reduktionsgesetz der Blüte", Ber. d. k. böhm. Ges. d. Wiss. 1894, p. 94, faßt er aber schon die Paleae superiores als äußere Perigonblätter auf; wörtlich sagt er da:

„Dagegen entsprechen die beiden Vorblätter von *Streptochaeta* (*sodiroana* aus Ecuador) nach ihrer Lage den hinteren Perigonblättern des äußeren Kreises in axillären Blüten mit 6-zähligem Perigon", und p. 95:

„Die Blüten des Aehrchens besaßen bei den ältesten Gräsern, resp. bei den Vorfahren der Gräser, ein in der normalen Weise der Monokotylen 6-zähliges Perigon, ein Spelzenperigon, wie die *Juncaceen* und *Oreobolus* unter den *Cyperaceen*. Diesem Zustand am nächsten steht noch *Streptochaeta*, nur ist der äußere Perigonkreis auf die zwei hinteren Blättchen reduziert."

Die Figur auf S. 257 der „Flora" 1910 entspricht also vollkommen Celakovskys Ansicht. Daß sich bisweilen noch Reste des von Celakovsky angenommenen dritten Perigonblattes nachweisen lassen, zeigte Goebel, als er bei *Streptochaeta* außer der Palea inferior noch eine dritte „Palea superior" nachwies, welche jedoch nicht über das Stadium der Anlage hinauskommt.

Goebel konnte weiter eine andere Schlußfolgerung Celakovskys, nach welcher die Blüte von *Streptochaeta* nicht wirklich terminal, sondern

wie die ♀ Blüte von *Carex* nur pseudoterminal, also eigentlich lateral sein sollte, beweisen, indem er bei *Streptochaeta* nicht nur das von CELAKOVSKY supponierte dritte Blatt des äußeren Perianthkreises, sondern auch das von diesem angenommene Achsenrudiment entwickelungsgeschichtlich nachweisen konnte. Schließlich aber ist die Blüte, indem der ganze Vegetationspunkt zu ihrer Bildung aufgebraucht wurde, bei den *Gramineen* ganz terminal geworden.

SCHUSTER unterscheidet folgende Typen der Grasblüte:

I. Laterale Blüten; diese entsprechen dem ursprünglichen Typus.

II. Pseudoterminale Blüten.

1) Das Achsenrudiment ist an der fertigen Blüte als deutlicher Fortsatz noch sichtbar z. B. *Hordeum*.
2) Das Achsenrudiment ist nur mehr entwickelungsgeschichtlich nachweisbar z. B. *Streptochaeta*.
3) Ein eigentliches Achsenrudiment ist auch nicht mehr entwickelungsgeschichtlich nachweisbar, aber ein kleines, später nicht mehr als gesondert sichtbares Stück des Vegetationspunktes wird nicht zur Blütenbildung verbraucht z. B. *Phalaris*.
4) In der Regel ist auch entwickelungsgeschichtlich kein Achsenrudiment mehr auffindbar, aber die latente Anlage hierzu noch vorhanden *Setaria*.
5) In keinem Stadium ist irgend ein Achsenrudiment nachweisbar, aber der Blütenvegetationspunkt zeigt auch bei radiären Infloreszenzen ein Unsymmetrischwerden und ungleichmäßige Anlage der Organe z. B. *Paniceae, Zea, Alopecurus*.

III. Terminale Blüten: der ganze Vegetationspunkt wird restlos zur Blütenbildung verbraucht; Anlage völlig symmetrisch, Palea superior niemals gespalten, aus einem gemeinsamen Primordium hervorgehend *Maillea, Anthoxanthum*.

Nachdem also CELAKOVSKY die Natur der Grasblüte aufgeklärt hatte, boten die *Gramineen* mit 3 Staubblättern keine besonderen Schwierigkeiten mehr. Auch die *Gramineen* mit 4 Staubblättern lassen sich leicht durch Abort aus solchen mit 6 Staubblättern erklären, während die dimeren und monomeren leicht aus den gewöhnlichen trimeren mit 3 Staubblättern ebenfalls durch Abort hervorgegangen sein können.

Weit schwieriger war die Frage nach den sogenannten polymeren *Gramineen,* bei denen bis 40 Stamina in einer Blüte vorkommen können, sei es, daß diese unter sich frei, wie bei *Pariana,* oder, wie bei *Ochlandra travancorica,* zu einer Röhre verwachsen sind, welche bis 120 Antheren tragen kann.

Leicht würde uns dies dazu verführen anzunehmen, daß die *Gramineen* mit vielen Staubblättern die primitivsten waren, aber der Nachweis, welchen SCHUSTER erbrachte, daß in dieser Staubblattröhre von *Ochlandra* in den tiefer geführten Schnitten nur 9 Leitbündel vorkommen, sowie GOEBELS Erfahrung, daß bei *Pariana,* einem diöcischen Grase, in den weiblichen Blüten 6 Staminalrudimente gebildet werden, führt zu der Annahme, daß die Polymerie dieser Blüten durch Spaltung von ursprünglich 6 Staminalanlagen hervorgegangen ist. Dafür spricht auch der Umstand, daß SCHUSTER bei *Luziola* fand, daß die von ihm als Spaltungsprodukte einer Anlage aufgefaßten Stamina an den tieferen, der Basis benachbarten Schnitten genähert erscheinen, allerdings ohne sich zu vereinigen.

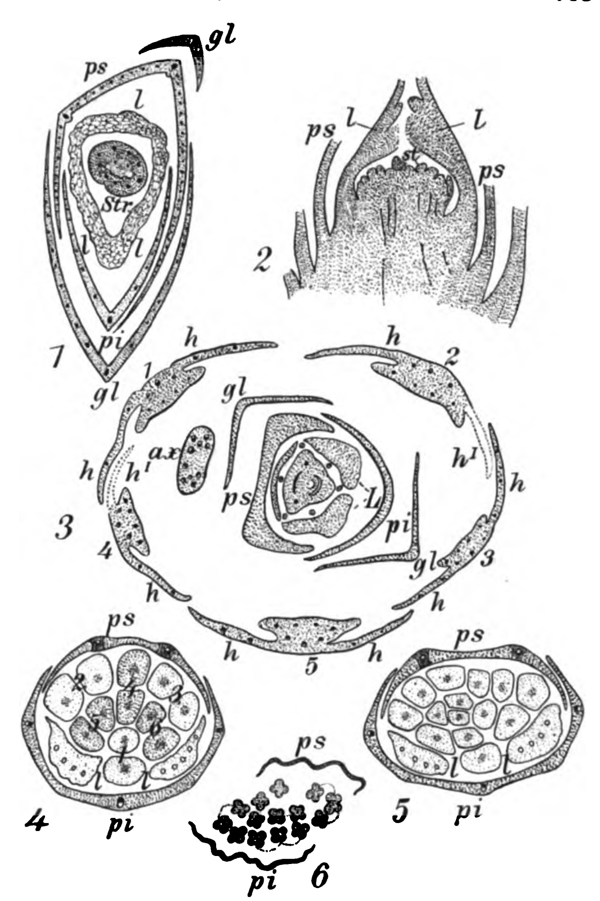
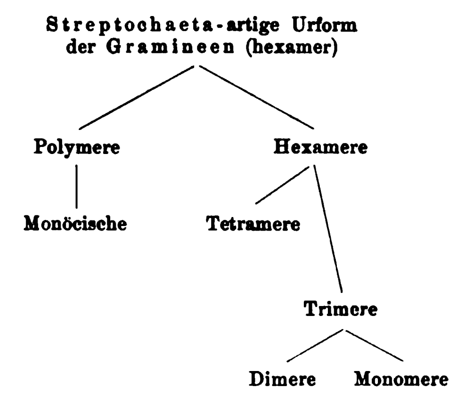


Fig. 538. Polymere Gräser, nach SCHUSTER. 1, 2 *Ochlandra travancorica*. 1 Tiefer Querschnitt durch ein Aehrchen; die Lodiculae l verwachsen; in der Mitte die Staubblattröhre Str mit 9 Leitbündeln, zum Teil mit dem Fruchtknoten verwachsen. 2 Nicht ganz medianer Längsschnitt mit 9 Staubblattanlagen (st) und den oben gespaltenen Lodiculae (l). 3—5 *Pariana* spec. 3 Aehrchenkomplex. 1—5 ♂ Aehrchen mit den Hüllspelzen, h, in Aehrchen 2 und 3 abortierte, die in der Anlage vorhandene Spelzenhälfte hI. In der Mitte ein ♀ Aehrchen. 4 ♂ Aehrchen mit 12 Staubblättern, 1 Lodiculae. 1—6 Die je einmal gespaltenen Staubblattanlagen. 5 ♂ Aehrchen mit 13 Staubblättern. 6 *Luziola peruviana*. Querschnitt einer ♂ Blüte mit 14 Staubblättern; SCHUSTER nimmt, wie die gebrochenen Linien zeigen, an, daß sich die 3 Staminalanlagen des äußeren Kreises 3-mal gespalten haben, die beiden vorderen des inneren Kreises 2-mal, während die hintere Staubblattanlage des inneren Kreises ungespalten blieb.

So kommt SCHUSTER zur folgenden Herleitung der *Gramineen*:



So läßt denn nach SCHUSTER die Entwickelung der *Gramineen* deutlich 3 parallele Reihen erkennen:

1) Blüten lateral, Perigon doppelt, inneres und äußeres Perigon aus getrennten Blättern entstehend, Androeceum hexamer, Karpelle drei; *Streptochaeta* ist ein derartiger phylogenetisch primitiver Typus.

2) Von diesem Typus haben sich 2 Hauptlinien abgezweigt, die polymeren, die aber mit der Entstehung der Getrenntgeschlechtigkeit bald an die Grenze ihrer Entwickelung gelangten (*Ochlandra, Pariana, Luziola,* und die tetrameren (z. B. *Anomochloa, Tetrarrhena, Microlaena*), die sich gleichfalls nur spärlich entwickelten. Charakteristisch ist für diese Entwickelungsreihe, die gewissermaßen den Kampf zweier großer Entwickelungsreihen, der polymeren und hexameren bezw. reduzierten *Gramineen* darstellt, das Auftreten der pseudoterminalen Blütenstellung, im äußeren Perigon der Ablast des 3. Blattes und die spätere Verwachsung der beiden anderen zur Palea superior, im inneren Perigon die Ausbildung der Perigonblätter als Schwellkörper und der Abort des 3. Blattes bezw. des ganzen Kreises, das Schwanken der Karpellzahl zwischen 3 und 2.

3) Die dritte große Entwickelungsreihe setzt gewaltig ein mit der Entwickelung des trimeren Typus, aus dem rasch die dimeren und monomeren Blüten entstehen; das Auftreten der echten Terminalstellung, die Verschmelzung der zwei Primordien der Palea superior zu einer einheitlichen Anlage, das Auftreten nackter Blüten und das vorherrschende Vorhandensein nur zweier Karpelle sind die Hauptkennzeichen dieser letzten Entwickelungsreihe.

Was das Alter der *Gramineen* anlangt, so haben die ältesten im Eocän auftretenden Gräser bambusartigen Charakter, entsprechen also der 2. Gruppe obiger Entwickelungsreihen; sie waren wohl auch schon in der oberen Kreide vorhanden; die erste Gruppe ist demnach, nach SCHUSTER, in die untere oder mittlere Kreide zu verlegen. Die dritte Entwickelungsreihe würde, da trimere Typen, wie *Panicum,* erst vom Oligocän an bekannt sind, in die Zeit vom Oligocän bis zur Gegenwart fallen.

Die trimeren und monomeren Gräser sind durch Abort aus den trimeren entstanden. Beispiele dimerer Gräser sind *Anthoxanthum, Hierochloa* ☿, *Crypsis, Phippsia, Coleanthus.* Monomer sind *Uniola, Cinna,* manche *Festuca*- und *Andropogon*-Arten.

Nebenstehende Uebersicht (S. 785) macht dies recht deutlich.

Die Figg. 539, 1—12 (S. 786), sämtlich nach SCHUSTER, mögen nebenstehende Uebersicht illustrieren. In der Figur bedeutet: U die hypothetische Urform, Str *Streptochaeta;* ∞ die polymere Reihe, VI die hexamere Reihe, IV die tetramere Reihe, III die trimere Reihe, II die dimere Reihe, I die monomere Reihe.

Die Untersuchungen von SCHUSTER, welche viele schöne Details bringen, bestätigen also die Ansicht CELAKOVSKYS von der Natur der Grasblüte, führen auch die polymeren Arten auf den hexameren Typus zurück und erbrachten den sehr wichtigen Nachweis, daß bei den meisten *Gramineen* die Palea superior aus zwei erst nachträglich verwachsenden Primordien entsteht, sowie das gelegentliche Vorhandensein von 3 Leitbündeln im Ovar, den 3 theoretisch angenommenen Karpellen entsprechend.

In der Ausbildung des äußeren Perigons (Palea superior) wies SCHUSTER nach, daß man folgende sich aneinander reihende Typen unterscheiden kann:

1) Die beiden der Palea superior entsprechenden äußeren Perigonblätter sind auch in der fertigen Blüte vollständig getrennt, das dritte hat rudimentären Charakter und kommt nicht über das Stadium der Anlegung hinaus (*Streptochaeta*).

Morphogenetischer Stammbaum der *Gramineen*.
(Nach Julius Schuster.)

Formation	Typus	Art der Befruchtung	Stellung der Blüten	Perigon	Aeußeres Perigon (Palea superior)	Inneres Perigon (Lodiculae)	Andrœceum	Karpelle	Samenanlagen
Untere bis mittlere Kreide	Hypothetische Vorfahren der Gramineen	Entomophil	Lateral	Doppelt	Drei getrennte Blätter	Drei getrennte Blätter	Hexamer	3	3
	Streptochaetaartige Urform der Gramineen	Anemophil							1
Obere Kreide bis Eocän	Polymere — Hexamere Monöcische — Tetramere		Auftreten der pseudoterminalen	Auftreten des einfachen	Ablast des dritten Blattes und spätere Verwachsung der beiden vorderen	Als Schwellkörper ausgebildet; das vordere Blatt abortiert, zuweilen auch alle	Polymer; hexamer bis tetramer	3—2	
Oligocän bis Rezent	Trimere Dimere — Monomere		Auftreten der terminalen	Auftreten nackter Blüten	Einheitliche Entstehung der beiden vorderen Blätter		Trimer bis monomer	2	

2) Das 3. Perigonblatt ablastiert, die beiden vorderen entstehen aus getrennten Primordien, verwachsen aber später zur Palea superior (die Mehrzahl der *Gramineen*, wie *Zea* usw.).

3) Die beiden Primordien der Palea superior entstehen als einheitliche Anlage (z. B. *Anthoxanthum*).

4) Aeußeres Perigon abortiert, nur das Rudiment einer Palea superior entwickelungsgeschichtlich nachweisbar, Blüten nackt (da auch die Lodiculae vielfach fehlen, *Alopecurus*).

Ich glaube also, wir können ruhig sagen, daß die *Gramineen* offenbar aus *Juncaceen*-artigen Vorfahren entstanden sind, eine *Oreobolus*-ähnliche Ahne kann sehr gut einerseits zu den übrigen (eigentlichen) *Cyperaceen*, andererseits zu den *Gramineen* geführt haben.

Selbstverständlich aber darf das oben gegebene Schema nicht als phylogenetische Verkettung der Genera innerhalb der *Gramineen* aufgefaßt werden; es bleibt noch sehr viel zu untersuchen übrig, bevor an die Aufstellung eines mehr speziellen Stammbaumes gedacht werden kann.

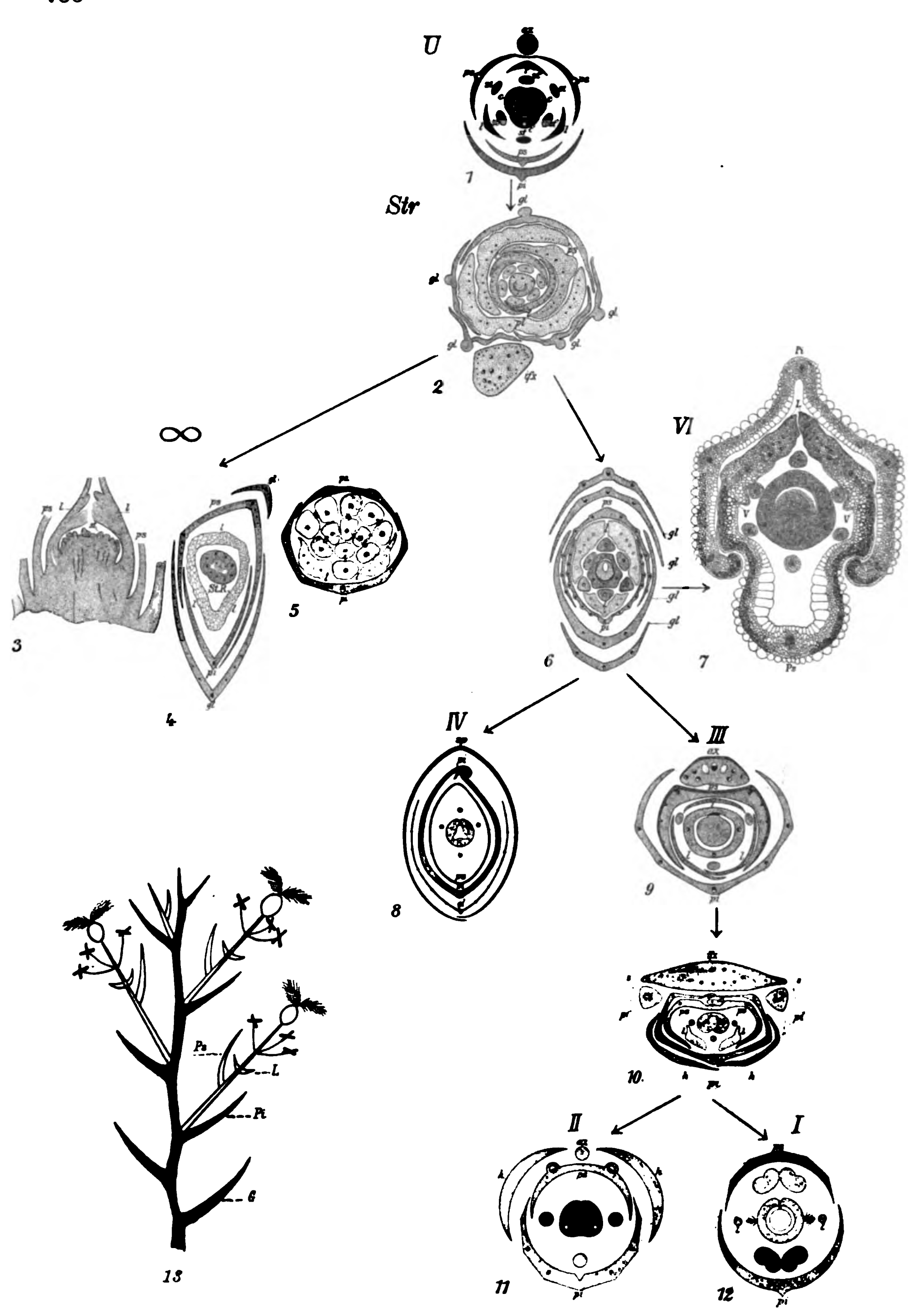


Fig. 539. Figuren (nach SCHUSTER) zur Illustration von SCHUSTERs morphogenetischem Stammbaum der G r a m i n e e n. 1 Hypothetische Stammform. 2 Querschnitt eines Aehrchens von S t r e p t o c h a e t a b r a s i l i e n s i s. ifx Infloreszenzachse, gl Glumae, pi Palea inferior, ps Palea superior, l Lodiculae. Noch 2 Paleae superiores, 3 spelzenartige Lodiculae,

Die Familie wird in folgender Weise von HACKEL, ASCHERSON und GRÄBNER eingeteilt:

A. *Panicoideae.* Halme nur selten auch im oberen Teile verholzt und verzweigt. Blattspreiten sich nicht von den Scheiden lösend. Hüllspelzen meist mehr als 2. Aehrchen meist einblütig, d. h. höchstens mit nur einer ganz ausgebildeten Blüte.
   1. *Maydeae,* 2. *Andropogoneae,* 3. *Zoiseae,* 4. *Tristigineae,* 5. *Paniceae,* 6. *Oryzeae,* 7. *Phalarideae.*

B. *Poaeoideae.* Halme und Blätter wie bei A, Hüllspelzen höchstens 2. Aehrchen ein- oder mehrblütig.
   1. *Agrostideae,* 2. *Aveneae,* 3. *Festuceae,* 4. *Chlorideae.* 5. *Hordeae.*

C. *Bambusoideae.* Halme meist verholzend und häufig verzweigt. Blattspreiten sich zuletzt von den Blattscheiden ablösend.
   1. *Bambuseae.*

Recht viele *Gramineen* werden ihrer Früchte wegen kultiviert, z. B. *Triticum*-Arten (Weizen), *Secale* (Roggen), *Hordeum* (Gerste), *Avena* (Hafer), *Oryza* (Reis), *Zea* (Mais), *Andropogon* (Sorgho) und viele andere weniger häufig.

Ueber die wilden Urformen unserer Kulturarten war bis vor kurzem recht wenig bekannt. Eine eingehende Studie hat SOLMS in seinem Buche „Weizen und Tulpe und deren Geschichte“, Leipzig, Felix, 1899, geliefert, und wir wollen, bevor wir die neuesten Entdeckungen besprechen, einmal sehen, zu welchen Resultaten Graf SOLMS kam. Der Weizen gehört der Gattung *Triticum* an, welche nach SOLMS aus den vier Sektionen *Agropyrum, Aegilops, Eutriticum* und *Secale* besteht.

Für den Ursprung des Weizens kommt nur *Eutriticum* in Betracht. Die dahingehörigen Formen stehen einander verhältnismäßig nahe und werden samt und sonders seit alter Zeit kultiviert.

Die Zahl der Arten wird von verschiedenen Autoren sehr verschieden veranschlagt, nach KÖRNICKE, wohl dem besten Kenner der Getreideformen, gibt es deren 3.

6 Stamina und ein Griffel mit 3 Narben vorhanden. 3, 4 Ochlandra travancorica. 4 Tiefer Querschnitt durch ein Aehrchen. StR Die durch Verwachsung der Filamente entstandene Staubfädenröhre mit 9 Leitbündeln, zum Teil auch mit dem Ovar verwachsen. 1 Die synpetalen Lodiculae. 3 Längsschnitt, eine junge Staubfadenröhre und die oben gespaltenen Lodiculae zeigend. 5 Männliches Aehrchen von Pariana mit 12 Staubblättern, deren Rückführung auf 6 Anlagen von der Bezifferung angedeutet wird. 6 Schizostachyum elegantissimum, eine typische Bambusee mit 3 Lodiculis, 3 Staubblättern und Fruchtknoten mit 3 Leitbündeln, die Lodiculae noch spelzenartig. 7 Eine andere hexamere: Oryza sativa, mit schon auf 2 Karpelle reduziertem Gynoeceum, wie die 2 Leitbündel im Ovar zeigen, und mit auch nur 2 Lodiculis, welche bisweilen, wie in dem in der Figur abgebildeten Falle, mit der Palea superior verwachsen. V Verwachsungsstellen. IV Mikrotomschnitt durch ein Aehrchen von Anomochloa marantoidea. sp Spatha. Die Paleae superiores verwachsen. Lodiculae fehlen; hingegen ist ein Haarring vor den Staubblättern vorhanden, der vielleicht als das äußere Perigon gedeutet werden kann. 9 Arundinaria Simonii, eine trimer gewordene Bambusee, welche aber noch 3 spelzenförmige Lodiculae hat. 10 Hordeum distichum als Beispiel einer typischen trimeren, mit zwei zu Schwellkörpern modifizierten, beim Oeffnen der Blüten funktionierenden Lodiculi. 11 Phippsia algida. h Hüllspelzen. Als Beispiel einer anfangenden Dimerie; es sind nämlich meistens nur 2 Stamina vorhanden, bisweilen tritt aber, wie die Entwickelung zeigt, auch das 3. punktierte Staubblatt noch auf. 12 Maillea crypsoides als Beispiel einer dimeren Blüte, welche zur Monomerie übergeht, indem das punktierte Staubblatt oft abortiert. 13 Diagramm des Aehrchens einer Graminee.

I. *Triticum vulgare.*
  Unterarten: a) mit glatt brechender Spindel und fest eingeschlossenen Früchten: *T. spelta, T. dicoccum*;
  b) mit zäher Spindel und ausfallenden Früchten: *T. vulgare, compactum, turgidum, durum.*

II. *Triticum polonicum.*

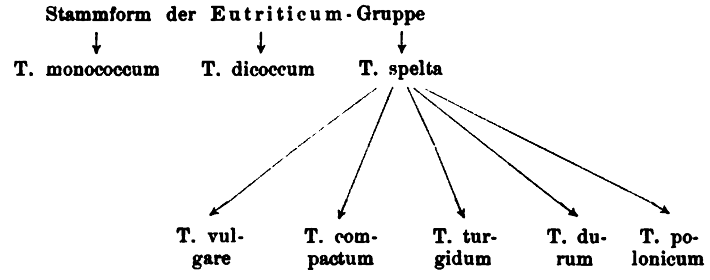
III. *Triticum monococcum.*

Auf die Spezifizität des *Triticum polonicum* legt KÖRNICKE wenig Wert; es steht jedenfalls *T. vulgare* recht nahe, denn es gibt mit *T. turgidum* fertile Bastarde. Hingegen sind die mit Arten der *Eutriticum*-Gruppe erzeugten Bastarde mit den anderen Sektionen steril, z. B. *Aegilops ovata* × *T. vulgare, Secale cereale* × *Triticum vulgare.* Aber auch innerhalb der *Eutriticum*-Gruppe gibt es Arten, welche miteinander sterile Bastarde liefern, z. B. *T. dicoccum* × *T. monococcum,* auch sind die Bastarde von *T. dicoccum* × *T. vulgare* teilweise sehr steril.

Man darf also wohl annehmen, daß es wenigstens 2 Arten gibt, *T. vulgare* und *T. monococcum,* und daß *T. vulgare* eine Anzahl unter sich meistens fertiler Subspecies besitzt, von denen *T. dicoccum,* wie seine vielfach sterilen Bastarde zeigen, von den anderen Subspecies am entferntesten steht.

Vielleicht wäre also die Einteilung in *T. monococcum* — *T. dicoccum* und *T. vulgare* noch besser. Nun haben die beiden ersten Arten eine zerbrechliche Aehrenspindel, was wohl sicher ein altes Merkmal ist. So läßt sich das kultivierte *Hordeum distichum* von dem wilden *H. Ithaburense* am besten durch die große Brüchigkeit der Spindel des letzteren unterscheiden, und die wilde *Oryza punctata* Zentralafrikas ist beinahe nur durch eben denselben Charakter vom kultivierten Reis verschieden. Unter den *T.-vulgare*-Species ist nun *T. spelta* die einzige Art mit fragiler Aehrenspindel und steht deswegen der Stammform wohl am nächsten, wofür auch der Umstand spricht, daß VILMORIN bei der Kreuzung von *T. vulgare* (blé seigle) × *T. turgidum* (blé buisson) unter anderen Formen solche erhielt, welche dem *T. spelta* sehr nahe stehen, denn dies kann kaum anders als ein Rückschlag zu dieser Art gedeutet werden.

Man würde dann etwa folgende Beziehungen erhalten:



Von diesen Arten ist nur *Triticum monococcum* im wilden Zustand bekannt. Es ist dies die auch wohl unter dem Namen *Triticum boeoticum* BOISS. Diag. (*T. monococcum* β *lasiorhachis* BOISS. Flor.) bekannte Pflanze, welche im Orient wächst (z. B. Balansa, 1854, No. 137 zwischen Smyrna und Magnesia; Balansa, 1857, No. 1340, Ouchak, Phrygien in Weinbergen). Es lag deswegen natürlich auf der Hand, die wilden Stammarten der *T.-vulgare*-Gruppe im Heimatlande des *T. monococcum* zu suchen; das ist denn auch geschehen, aber damals noch ohne Erfolg.

Solms versucht also die Heimat unserer Getreide durch ein Studium ihrer Geschichte zu ermitteln.

Aus einer Untersuchung der Ziegelsteine der Pyramide von Dashne bei Saggara in Aegypten, welche aus Lehm mit Getreidehalmen bestehen, während die Pyramide etwa 3000 Jahre vor Christo gebaut wurde, schließt Unger, daß sie neben Gerste auch *Triticum vulgare* enthielten, welche beide Getreidearten also schon 3000 Jahre vor Christo in Aegypten angebaut wurden. Auch die Erntebilder, die sich als Basreliefs oder als Gemälde in den altägyptischen Gräbern reichlich vorfinden, zeigen neben zahlreichen begrannten Aehren, bei welchen man zwischen Gerste und Weizen zweifelhaft sein kann, auch solche, denen die Grannen fehlen. Diese müssen auf Kolbenweizen bezogen werden; grannenlose Gersten sind, vom *Hordeum trifurcatum* abgesehen, unbekannt. Als Darstellung des Kolbenweizens mag auf das Erntebild bei Rosellini, Mon. cir., T. 33, welches Thaer (Die altägyptische Landwirtschaft, Landw. Jahrb., X, 1881, Taf. 8, Fig. 5), und F. Woenig (Die Pflanzen im alten Aegypten, Leipzig 1886, p. 151) bringen, hingewiesen werden.

Nahezu ebenso alt muß andererseits die Kultur des Weizens auch in China sein. Bretschneider (Botanicum sinicum, Notes on the Chinese Botany from native and western sources, Journal of the North China, Branch ot the Royal Asiatic Soc., Vol. 16, 1881, Pt. II, Shanghai, 1892) sagt hierüber, p. 173: Szü ma tśien, the Herodotus of China, in his historial work Shi-ki, written in the second century a. Chr. n. states that the emperor Shen-nung (2700 a. Chr. n.) sowed the five kinds of corn. It is known, that at the vernal equinox the ceremony of ploughing the soil and sowing the five kinds of corn are performed by the emperor assisted by members of the boards. Unter diesen befindet sich „Mai“, der Weizen. Und weiter p. 175: „Mai“. Regarding the mai, the Pên-t'sao (eine berühmte chemische Materia medica vom Jahre 1596) relates after the ancient dictionary Shuo-wên (published a. D. 100) that this Corn is an excellent present, which came from heaven. The Shuo-wên states that there are two kinds of Mai, the „Lai“ and the „Mou“ which characters often occur in the Chinese ancient books. The first denotes as the Chinese authors explain the „tiao mai“ or wheat, the second „Ta mai“ or Barley (Gerste).

Solms schließt nach weiteren Zitierungen: „Nach alledem darf man wohl als feststehend ansehen, daß die Weizenkultur in China im dritten, in Aegypten im vierten Jahrtausend vor Christo bereits in ausgedehntem Maße bestand, und daß nicht der leiseste Anhaltspunkt vorliegt, der darauf deutete, daß sie diesen Völkern von auswärts zugeführt worden wäre. So begreiflich uns ein direkter Konnex der Semiten, Aegypter und Arier erscheinen mag, deren Gebiete von jeher in Berührung gestanden, so wenig wahrscheinlich dürfte es sein, daß in jenen zurückliegenden Epochen der hauptsächlichsten Brotfrüchte eine solche von dort aus nach dem isolierten, zu Lande durch weite Wüsten und Steppen geschiedenen, zur See nur auf weitem Umweg erreichbaren China gebracht worden sein sollte.“

Daß beide Völker, die Aegypter und die Chinesen, unabhängig voneinander eine wilde *Triticum*-Art in Kultur genommen haben sollten, sei sehr unwahrscheinlich, da dann diese Art von Aegypten bis China wild vorhanden gewesen sein müßte.

Aus dem Umstande, daß in Europa nach der Eiszeit ein beträchtliches Kontingent an Pflanzen aus dem Osten vorgedrungen ist, schließt

Solms weiter, daß die jetzigen wilden Fundorte von *Triticum monococcum* in Kleinasien schon bedeutend nach Westen vorgedrungen sind, daß die Urheimat dieser *Triticum*-Art in Zentralasien liege, und daß dort auch die Heimat der *T.-vulgare*-Gruppe sich befinde.

„Wenn nun", sagt Solms, „der Wohnsitz des *Eutriticum*-Typus, ursprünglich in Zentralasien gelegen, sich allmählich in solcher Weise gegen Westen verschob, so kann man doch nicht annehmen, daß die jüngeren Derivatformen, *T. dicoccum, spelta, vulgare,* zur Zeit des Beginnes dieser Wanderung nicht schon entwickelt gewesen wären. Sie müssen eben, wenn unsere früher gezogenen Schlüsse bezüglich des Ursprungs der chinesischen Weizenkultur richtig sind, schon in der Urheimat vorhanden gewesen sein, sie müssen dort der Kultur unterworfen und mit dem Menschen bei der allmählichen Verschlechterung der Existenzbedingungen, ihrer eigenen sowohl als der des letzteren, nach West und Ost auf offenstehenden Wegen hinauszentrifugiert worden sein. In anderer Weise läßt sich eben der Gemeinbesitz der Weizenkultur bei den Völkern des Westens und den Chinesen gar nicht erklären."

Falls dies richtig, wäre ein Studium, wie Solms betont, der chinesischen Weizenformen von großer Wichtigkeit, um zu sehen, ob sich dort dieselben oder andere Formen wie im Westen gebildet haben. Bei der langen Isolation dieser beiden Kulturzentren liegt da ein schönes Experiment im großen zur Untersuchung bereit. Solms konnte sich leider keine chinesischen Weizensorten verschaffen. Die neueren Forschungen haben in der Frage des Ursprungs des *Triticum spelta* noch kein Resultat gehabt, und man bleibt über den Ursprung des *Spelzes* noch völlig im unklaren, hingegen hat Aaronsohn 1908 *Triticum dicoccum* und *Triticum monococcum* in Palästina wild wachsend gefunden, so daß Solms' Hypothese des Ursprunges von *T. monococcum, T. dicoccum* und *T. spelta* von einem gemeinsamen Ahnen in Zentralasien an Wahrscheinlichkeit gewinnt.

Triticum dicoccum, für uns die interessanteste Art, da sie unseren Kulturrassen des Weizens am nächsten steht, wurde im April 1908 von Aaronsohn in der Landschaft Gilead (südliches Ostjordanland, Jericho gegenüber) in ansehnlicher Verbreitung gefunden. (Vergl. Schweinfurth und Ascherson, Ber. D. Bot. Ges., Bd. 26a, 1908, p. 309—324.) Die Pflanze findet sich überall an den gleichen Standorten, in Felsspalten, an Orten, wo die Erdkrume über dem Gestein nur dürr ist, an den dürrsten, von der Sonnenhitze völlig verbrannten Stellen ohne allen Schutz und stets in Gesellschaft des *Hordeum spontaneum,* welches Körnicke als den Stammvater unserer zweireihigen Gersten (*Hordeum distichum*) betrachtet. Die Anspruchslosigkeit des *Triticum dicoccum* scheint nach Aaronsohn die Hoffnung zu berechtigen, daß es gelingen wird, durch Zuchtwahl[1]) und Kreuzung aus ihm Kulturrassen zu züchten, die wegen ihrer geringen Ansprüche an Bodenkraft und Bewässerung es ermöglichen werden, das Areal der Weizenkultur bedeutend zu erweitern."

Die x-Generation der *Gramineen* wurde von Cannon an *Avena fatua* untersucht (Proc. Cal. Ac. of Sc., Vol. 3, 1900, p. 329, pl. 49—53, mir nur aus Coulter und Chamberlain bekannt). Interessant ist, daß im Mikrosporangium das Archespor eine einzige Zellreihe bildet, wie bei den *Malvaceen* und den meisten *Compositen,* daß im Makrosporangium keine

1) Verschiedene Formen wurden angetroffen.

parietale Zelle gebildet wird (wohl bei *Triticum*), daß die Makrosporenmutterzelle eine Tetrade von Makrosporen bilden kann, meistens aber nur 4 Kerne bildet, und daß die Wandbildung zwischen diesen unterbleibt. Von ihnen schwinden aber die 3 äußeren, und nur der innere bildet den Kern der funktionierenden Makrospore. Vor der Befruchtung kann sich die Zahl der Antipoden bis auf 36 oder mehr vermehren, diese fangen aber vor dem Anfang der Endospermbildung bereits an zu desorganisieren. Besonders eigentümlich ist aber die Entwickelung des Embryos. Kotyledon und Stengelspitze werden nämlich beide von der apikalen Zelle des Proembryos gebildet, die ganze Wurzelspitze (die Haube mit einbegriffen) von der benachbarten Zelle, die Koleorrhiza von der 3. Zelle, während der Suspensor bloß aus der primären Basalzelle besteht.

Viele Gräser bilden kleistogame Blüten, eine Zusammenstellung gibt HACKEL in der Oest. Bot. Zeitschr., 1906; auch sei hier hingewiesen auf Miss CHASE, Notes on Cleistogamy of Grasses, Bot. Gaz., Vol. 45, 1908, p. 135. Das Spreizen der Spelzen bei den chasmogamen *Gramineen* beruht, wie HACKEL zunächst zeigte, auf einem Schwellen der Lodiculae. TSCHERMAK wies beim Roggen nach, daß diese Schwellung künstlich durch Erschütterung (Stoß, Hindurchziehen der Aehre durch die Finger etc.) ausgelöst werden kann, und schließt, Ber. D. Bot. Ges., 1904, p. 447, daß die Lodiculae ein mechanisch reizbares Turgeszenzorgan, einen exzitomotorischen Apparat darstellen.

Wir sind nun, von den *Liliaceen* im weitesten Sinne ausgehend, bis zu so extrem der Windbestäubung angepaßten Gruppen wie die *Gramineen* gelangt und müssen jetzt zurückkehren zu Familien, welche dem *Liliaceen*-Typus noch bedeutend näher stehen. Das ist in erster Linie die Familie der *Stemonaceae* oder *Roxburghiaceae*.

Siebenundzwanzigste Vorlesung.

Die Monokotylen mit Ausnahme der Spadicifloren.

V. Die Liliifloren (zweite Hälfte).

Stemonaceae oder **Roxburghiaceae.**

Diese bilden eine kleine Familie mit dimeren, aktinomorphen, hermaphroditen Blüten. Es sind 4 Perianthblätter in 2 Kreisen, 4 Stamina in 2 Kreisen und 2 zu einem ober- oder halbunterständigem Fruchtknoten verbundenen Karpellen mit kleinen sitzenden Narben vorhanden.

LACHNER-SANDOVAL kommt auf Grund seiner Untersuchungen (Bot. Centralbl., Bd. 50, 1892, p. 135) zum Resultat, daß sie sich im Habitus an manche *Asparagaceae* und *Smilacoideae* anschließen, sogar die charakte-

1 2 3 4 5 6 7 8 9 10

Fig. 540. Stemona tuberosa. 1—4 S. javanica (?), nach WALLICH und ENGLER, 5—10 nach BAILLON. 1 Stück des windenden Stengels mit Blüten. 2 Blütenzweig. 3 Staubblatt mit dem mächtigen dorsalen, den beiden anderen Gattungen fehlenden Anhängsel, welches von ENDLICHER als Blumenblatt gedeutet wurde.. 4 Geöffnete Kapsel. 5 Same im Längsschnitt. 6 Blüte. 7 Solche halbiert. 8 Fruchtknoten. 9 Frucht, halbiert. 10 Querschnitt der Frucht.

ristische Artikulation des Blattstieles aufweisen; sie haben aber statt einer Beeren- eine Kapselfrucht, und LACHNER-SANDOVAL glaubt, daß sie den *Liliaceen* einzuverleiben und in die Nähe der *Luzuriagoideen* zu stellen sind.

Aus der Entwickelungsgeschichte meint er schließen zu dürfen, daß nicht 2, sondern nur 1 Karpell vorliegt, wenigstens bei der von ihm untersuchten *Roxburghia javanica* mit hochblattartigen grünen Tepalis.

Interessant ist, daß er im ersten Laubblatt 1, im Kotyledon aber 2 Gefäßbündel findet, was für die Theorie von Miss SARGANT von der Doppelnatur des Kotyledons spricht.

Die *Stemonaceae* lassen sich demnach wohl am besten als reduzierte *Luzuriagoideae* deuten. Außer *Stemona* werden hierzu meistens *Croomia* und *Stichoneuron* gebracht.

Die

Cyanastraceae

bilden eine kleine, von ENGLER im Bot. Jahrb., 1900, beschriebene Familie. Sie haben eine dreigliedrige, hermaphrodite, aktinomorphe Blüte.

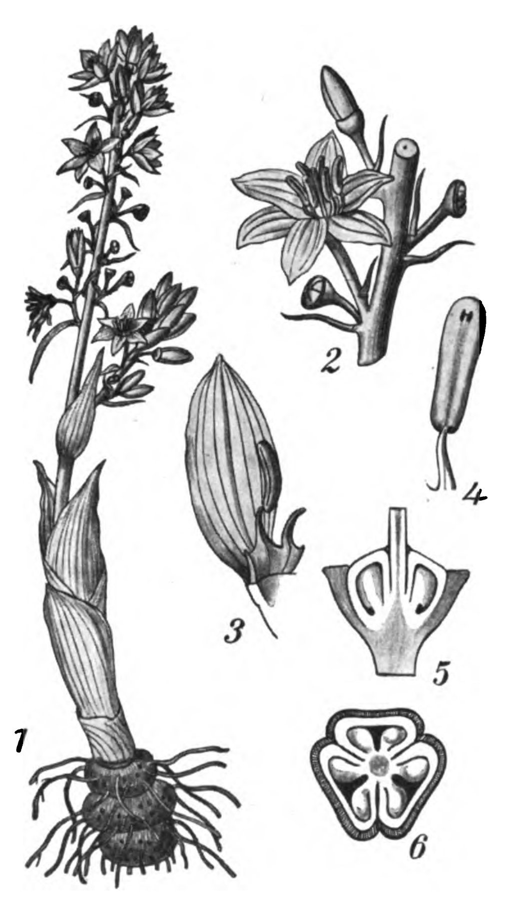


Fig. 541. Cyanastrum hostifolium, nach ENGLER. 1 Habitus. 2 Teil des Blütenstandes. 3 Stamen und Tepalum. 4 Stamen. 5 Fruchtknoten im Längsschnitt. 6 Fruchtknoten im Querschnitt.

Diese ist syntepal mit sehr kurzer Röhre. Stamina 6, unter sich vereint, mit kurzen Staubfäden. Cp (3), Gr 1. Fruchtknoten der Blütenachse eingesenkt, dreifächerig mit 2 Ovulis in jedem Fach. Die Frucht ist tief dreiteilig, dünnwandig mit nur 1 Samen mit Perisperm.

Es sind Kräuter mit Knollen oder knolligem Rhizom und in einer Traube oder Rispe endendem kurzen Blütenschaft.

Die Pflanzen sind vielleicht am besten von den *Asphodelaceen* herzuleiten, welche ebenfalls oft 2 Ovula im Fach haben.

Die

Iridaceae

werden von Wettstein in folgender Weise charakterisiert: Krautige Pflanzen mit Rhizomen, Knollen oder Zwiebeln, schmalen grasähnlichen oder „reitenden“ Blättern. Infloreszenz ein- bis vielblütig cymös. Blüten aktinomorph oder zygomorph. Perianth aus 2 korollinischen Wirteln bestehend, die oft sehr verschieden sind. Staubblätter immer 3 (infolge Ausfallens des inneren Kreises) mit extrorsen Antheren. Fruchtknoten unterständig, 3-blättrig, 3- bis 1-fächerig. Fachspaltige Kapseln. Die *Iridaceae* haben zwei große Entwickelungsgebiete, das Kapland und das tropische resp. subtropische Amerika. Ihnen gegenüber sind Europa, Asien und Australien arm. In Europa nur *Crocus, Romulea, Iris* und *Hermodactylis*.

Pax teilt die Familie in folgender Weise ein:

A. Blüte einzeln oder mehrere axilläre um eine terminale Endblüte zentrifugal entwickelt. Pflanzen niedrig, oft mit unterirdischem Blütenstiel. Blätter fast in der Divergenz $^1/_2$ *Crocoideae.*

B. Blüten mehrere, von Spathen (Tragblättern) umschlossen, zu zusammengesetzten, verschieden gebauten Infloreszenzen angeordnet. Pflanzen mit deutlich entwickeltem Stengel. Blätter reitend.

a) Spatha mehrblütig, Blüten meist regelmäßig *Iridoideae.*

b) Spatha immer einblütig. Blüten nicht selten zygomorph *Ixioideae.*

Die *Iridaceae* bilden einen in sich geschlossenen Verwandtschaftskreis, der durch keine Uebergänge mit anderen Familien verbunden ist. Durch ihre 3 Stamina erinnern sie an die *Haemodoraceae,* sagt Pax, doch ist bei diesen gerade der innere Staubblattkreis entwickelt, bei den *Iridaceen* der äußere. — Vergleicht man sie mit den *Liliaceen,* so sind sie von diesen durch den unterständigen Fruchtknoten und das Fehlen des inneren Staubblattkreises verschieden. Ein *Crocus* ließe sich demnach leicht von einem *Colchicum* ableiten, wenn man annimmt, daß die drei Griffel von *Colchicum* zu dem einen dreinarbigen Griffel von *Crocus* verwachsen sind, der innere Staminalkreis von *Colchicum* unterdrückt und der Fruchtknoten unterständig wurde. Auch in der Knollenbildung ist manches übereinstimmend, und eine vergleichende Untersuchung der Entwickelung der unterirdischen Organe der *Melanthiaceae* und *Iridaceen* würde inbezug auf die Frage, ob man die *Iridaceen* von *Melanthiaceen* ableiten kann, lohnend sein. Zwiebeln sind bei den *Iridaceen* selten, z. B. bei *Tigridia.* Zunächst sei die erste Gruppe nach Pax gekennzeichnet.

Die

Crocoideae,

wozu die Gattungen *Crocus, Syringodea, Romulea* und *Galaxia* gehören, sind niedrige Pflanzen, deren Knollen mit Blattscheiden umhüllt sind, sie haben terminale Einzelblüten und unterhalb dieser bisweilen mehrere achselständige Blüten. Die Spatha ist immer 1-blütig, die Blüten sind regelmäßig und beide Kreise der Blütenhülle gleich. Die Staubfäden sind der Röhre der Blütenhülle eingefügt, die Blätter lineär oder faden-

förmig, selten elliptisch, nicht genau 2-reihig. Der von der Knolle gebildete Stengel bleibt bei *Crocus* völlig unter der Erde, so daß selbst der Fruchtknoten nicht über die Oberfläche hervortritt. Die Blätter sind demnach auch bodenständig. So wie bei *Colchicum*, ist die an der blühenden Pflanze vorhandene Knolle das Produkt der vorjährigen

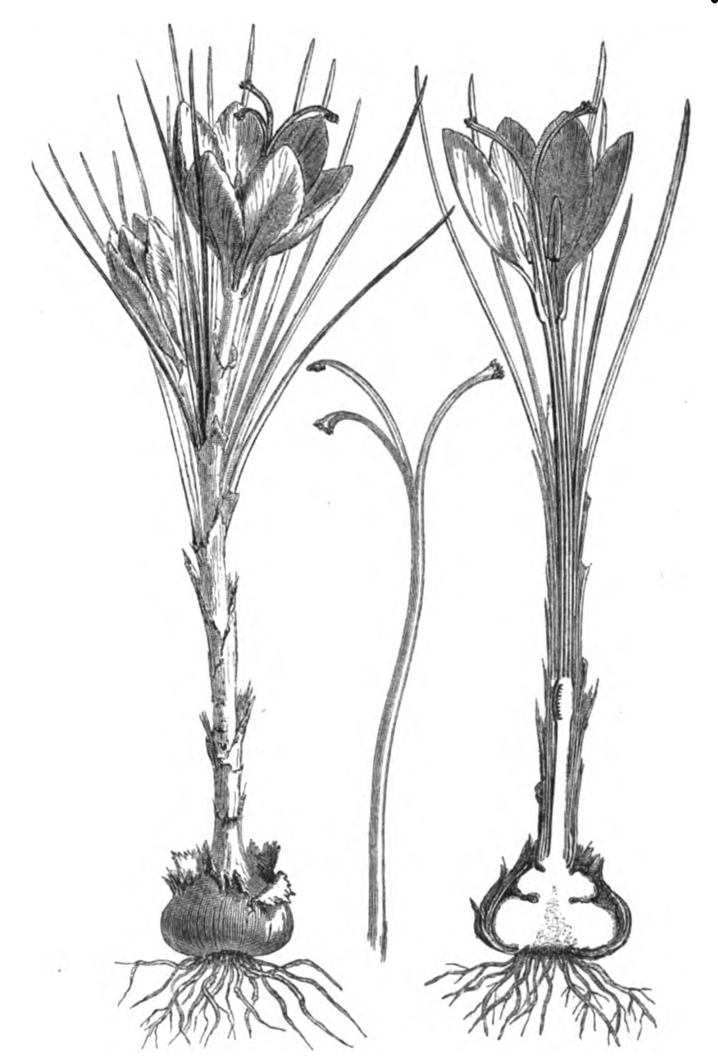


Fig. 542. Crocus sativus L., Habitus nach BAILLON.

Tätigkeit der Pflanze. Diese Knolle verschrumpft allmählich, und die gestauchten Internodien des blühenden Stengels verdicken sich zur neuen Knolle. Die auf der Oberfläche der Knolle vorhandenen Schuppen sind die erhaltenen Basalstücke der Laubblätter. Der Sproß für das nächste Jahr entspringt axillär aus der Achsel des inneren Laubblattes.

Wie man sieht, mutatis mutandis ist alles wie bei der *Colchicum*-Knolle, ein weiterer Grund, weshalb ich die *Iridaceae* lieber als

triandrische *Liliaceen* mit unterständigem Ovar, wie als triandrische *Amaryllidaceen* betrachten möchte. Die Arbeit SINGHOFS über den Gefäßbündelverlauf in den Blumenblättern der *Iridaceen* (Beih. z. Bot. Centralbl., Bd. 16, 1904) gibt keine Anhaltspunkte für die Beantwortung der Frage, ob die *Iridaceen* näher mit *Liliaceen* oder mit *Amaryllidaceen* verwandt sind. Die Narbenbildung ist bei den *Crocoideen* ziemlich verschieden, aber blattartige Narben wie bei den *Iridoideen* kommen nicht vor. Die Narben von *Crocus sativus* bilden den Safran des Handels. Die *Crocoideen* sind auf die alte Welt beschränkt und haben im Kapland das Zentrum ihrer Entwickelung, reichen aber durch das tropische Afrika hindurch bis Mitteleuropa, *Crocus* zumal um das Mittelmeergebiet herum.

Die

Iridoideae

definiert PAX als Pflanzen, deren meist beblätterte Stengel terminal aus Rhizomen oder umhüllten Knollen entspringen, meistens viele Blüten tragen, ausnahmsweise nur eine Endblüte. Die Spathen zwei bis vielblütig, die Blüten regelmäßig, die beiden Kreise des Perianths bisweilen verschieden. Die Blätter sind zweizeilig, reitend.

Die *Iridoideae* werden von PAX in eine Anzahl kleinerer Gruppen zerlegt, nämlich in *Moraeeae*: *Hermodactylus, Iris, Moraea, Cypella, Trimezia* und *Marica*; *Tigridieae* mit *Alophia, Rigidella, Tigridia* [schön ist die bloß ein paar Stunden blühende, bei uns im Freien kultivierbare *Tigridia Pavonia* (L.) HERR.], *Ferraria, Hexaglottis, Nemastylis, Zygella, Keitia, Homeria, Gelasine, Calydora, Cipura* und *Sphenostigma*; *Sisyrinchieae* mit *Diplarrhena, Libertia, Bobartia, Belamcanda, Sisyrinchium, Symphyostemon* und *Tapeinia*, und *Aristeae* mit *Patersonia, Solenomelus, Chamelum, Eleutherine, Orthrosanthus, Cleanthe, Aristea, Witsenia, Nivenia* und *Klattia*. Die 4 Gruppen der *Iridoideen* erscheinen sämtlich sowohl in der alten wie in der neuen Welt.

Wir müssen uns auf eine Besprechung derjenigen Gattung, welche der Familie ihren Namen gegeben hat, auf *Iris*, beschränken.

Die Gattung

Iris

zählt etwa 100 Arten. Die Blätter sind reitend. Die Blütenhülle hat eine sehr kurze Röhre und einen mehr oder weniger langgeschnäbelten Fruchtknoten, der mit Ausnahme des oberen Schnabels dreifächerig ist. Das Perianth ist meistens in 2 Kreise differenziert, die Blätter des äußeren Kreises sind zurückgekrümmt, die inneren mehr aufrecht. Die Narben oder Griffelzweige sind groß, kronblattartig und in der Dreizahl vorhanden. Auf ihren Unterseiten sieht man nahe der Spitze eine kleine vorspringende Platte (a), auf deren Oberseite die Narbenpapillen sitzen. Unter den Griffelzweigen sitzen die 3 Stamina, deren Pollen so sehr wirksam gegen Regen geschützt ist (vergl. Fig. 543 und 544).

Beim Insektenbesuch findet nicht leicht Selbstbestäubung statt. Das Insekt setzt sich nämlich auf ein äußeres, bei *I. germanica* z. B. bärtiges Perianthblatt und berührt dabei leicht die Oberseite der Narbenplatte (zwischen Narbenplatte und Griffelzweig gelegen), an welcher es an ihm haftendes Pollen abstreift; beim Honigsaugen sammelt es auf seinem Körper neuen Pollen, aber beim Zurückziehen drückt es die Narbenplatte gegen den Griffelzweig an, und da dessen Unterseite, an der es

vorbeistreicht, nicht empfängnisfähig ist, wird die Blüte nicht vom eigenen Pollen befruchtet. Die Blätter sind grasartig oder schwertförmig.



Fig. 543. Iris germanica L., nach PAX. h Hochblatt (Spatha), c' äußerer, c'' innerer Perianthkreis, N Narben.

Die Gattung läßt sich nach BENTHAM und HOOKER in folgende Sektionen zerlegen:

I. *Euiris.* Rhizom kräftig entwickelt, bald gedrungen knotig, bald verlängert, oft ästig, niemals von Scheiden bedeckt.
   Hierher die meisten Arten.
   a) *Hexapogon.* Alle Blätter der Blütenhülle bärtig. *I. falcifolia. I. longiscapa.*
   b) *Pogoniris.* Nur die äußeren Blätter der Blütenhülle bärtig. Zahlreiche Arten, worunter *I. pallida, I. germanica, I. Pseudacorus.*

II. *Diaphane.* Knolle oder Zwiebel. Blätter der Blütenhülle nicht bärtig, die inneren groß: *I. xiphium* und etwa 6 andere Arten aus dem westlichen Mittelmeergebiet.

III. *Juno.* Wie vorige, aber innere Perianthblätter klein, z. B. *I. persica.*

IV. *Gynandriris.* Zwiebel. Perianthblätter kahl. Stamina dem Griffel anhaftend, aber von ihm trennbar.

Hierher *I. sisyrinchium.*

In Verbindung mit der Auffassung, daß bei den *Iridaceen* ein Staminalkreis unterdrückt ist, ist der Umstand interessant, daß HEINRICHER (PRINGSH. Jahrb., XXIV; Biol. Centralbl., Bd. 16, 1896) im Jahre 1878 im Grazer botanischen Garten einen Stock von *Iris pallida* beobachtete, welcher in seinen Blüten die Glieder „dieses theoretisch geforderten, inneren Staubblattkreises nun wirklich zur Ausbildung brachte, eine Erscheinung, die man füglich wohl als Rückschlag bezeichnen muß". Die Anomalie zeigte sich in verschiedenen Jahren in 10 bis 30 Proz. der Blüten. Nicht immer sind die Glieder dieses inneren Kreises vollständig ausgebildete Staubblätter, bald waren es Staminodien mit oder ohne Pollensäcke, bald narbenartige Gebilde. Die Anomalie ist, wie HEINRICHER zeigte, erblich, aber eine vollständige Fixierung, d. h. also die Zucht von Stöcken, welche nur atavistische Blüten tragen, gelang bis jetzt nicht. Besonders interessant ist, daß in der zweiten Generation ein weiterer Rückschlag auftrat. Die Blüte der *Iris pallida* weicht nur wenig von der von *Iris germanica* ab, so daß deren Abbildung (Fig. 543) zur Charakterisierung genügt. Die in der zweiten Generation auftretende, von HEINRICHER *I. pallida* LAM. *abavia* genannte Form (Fig. 545) weicht nun recht bedeutend ab. Bei dieser Form sehen wir „nicht nur sechs Staubblätter. deren Ausbildung von mir[1]) als Züchter angestrebt war, sondern es treten auch an Stelle der drei normalerweise aufgerichteten, bartlosen Hüllblätter des inneren Kreises drei solche auf, welche vollkommen jenen des äußeren Kreises der normalen Blüte gleichen. Mit anderen Worten. beide Hüllkreise bestehen aus gleichen, mit Bart versehenen Blättern".

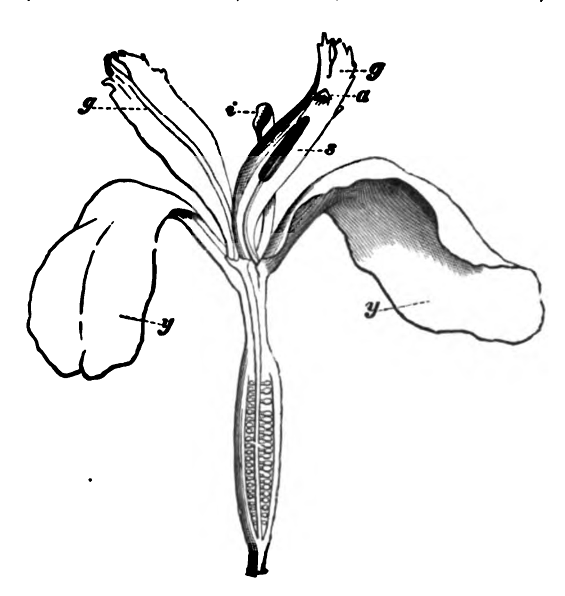


Fig. 544. Iris Pseudacorus, nach WARMING. Ein äußeres und zwei innere Perianthblätter sind nebst einem Griffelblatt weggenommen. y äußere Perianthblätter, i inneres Perianthblatt, g Griffelblätter, a Narbe, S Staubbeutel. Der Fruchtknoten der Länge nach durchgeschnitten.

1) HEINRICHER.

Es ist also wohl mit Heinricher anzunehmen, daß die Blüten der Ahnen von *Iris* ursprünglich nicht nur 6 Stamina, sondern auch lauter gleichartige, und zwar bärtige Perianthblätter hatten, und daß erst später durch Anpassung eine verschiedene Ausgestaltung der Blätter beider Kreise zustande kam. Dies ist um so mehr einleuchtend, als die Untersektion *Hexapogon* von *Euiris*, wie wir sahen, auf sämtlichen Perianthblättern Bärte hat, und es sich zeigte, daß die aufgerichteten inneren Perianthblätter der *I. pallida* dieser Art sehr nützlich sind, indem sie das Auswaschen des Honigs, welches bei der Form *abavia* durch den Regen stattfindet, verhindern.

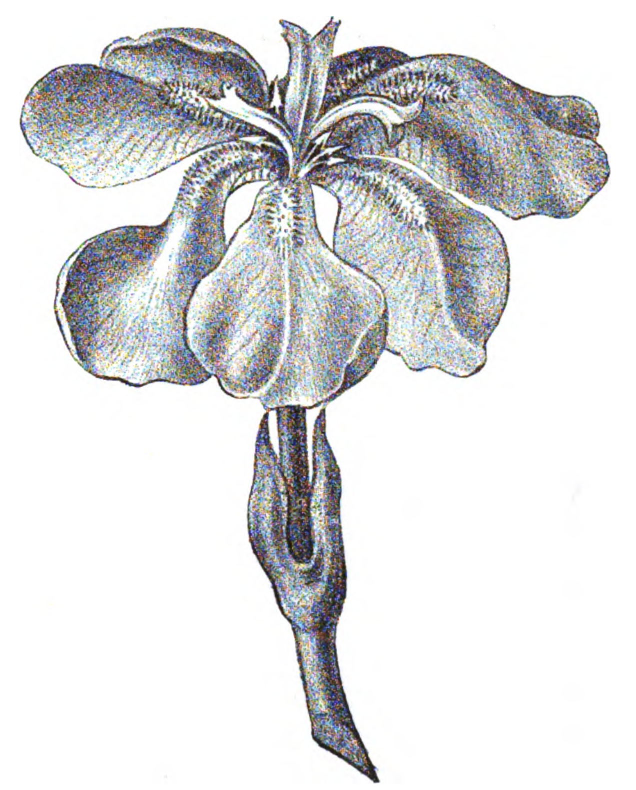


Fig. 545. Iris pallida Lam. abavia, nach Heinricher.

Goebel konnte nachweisen, daß bei *Iris*, wie bei der Moosgattung *Fissidens*, die Blattspreite als eine flügelförmige Wucherung der ursprünglichen Blattanlage entsteht (Organographie, p. 524).

Die

Ixioideae

werden von Pax folgendermaßen gekennzeichnet: Es sind Pflanzen mit beblätterten Stengeln, welche terminal aus Zwiebeln, nur bei *Schizostylis* aus Rhizomen, entspringen und die Spathen in ähriger Anordnung tragen. Die Spatha ist immer einblütig. Die Blüten sind mehr oder weniger zygomorph. Die Blätter sind zweizeilig, reitend. Es gibt 3 Sektionen:

A. Griffeläste ungeteilt.
  a) Blüte wenig oder nicht zygomoph. Staubfäden und Griffel gerade . . . . *Ixieae*
  b) Blüte stark zygomorph, oft gekrümmt . . . . . *Gladioleae*
B. Griffeläste zweiteilig . . . . *Watsonieae*

Die *Ixioideen* gehören nur der alten Welt an und haben im Kapland das Zentrum ihrer Entwickelung, nur *Gladiolus* kommt mit 8 Arten im Mittelmeergebiet und Mitteleuropa in unserem Weltteil vor, von den übrigen 82 Arten von *Gladiolus* gibt es 50 am Kap, 8 im temperierten Asien, die anderen afrikanisch.

Zu den *Ixieae* gehören: *Schizostylis, Geissorhiza, Hesperantha, Ixia, Dierama* und *Streptanthera*, zu den *Gladioleae: Melasphaerula, Tritonia, Sparaxis, Acidanthera, Synnotia, Babiana, Gladiolus* und *Antholyza*, zu den *Watsonieae: Micranthus, Lapeyrousia, Watsonia* und *Freesia*.

Die

Haemodoraceae

stehen entschieden den *Ophiopogonaceen* am nächsten und werden wohl am besten von diesen hergeleitet. Ihre Verwandtschaft zu den *Iridaceen* ist, trotzdem beide nur 3 Stamina haben, durch die andere Orientierung des Staminalkreises (hier epipetal) und die introrsen Antheren gering. Hingegen dürften sie mit den *Amaryllidaceen* ebenfalls verwandt sein, denen sie sich durch den öfters unterständigen Fruchtknoten nähern.

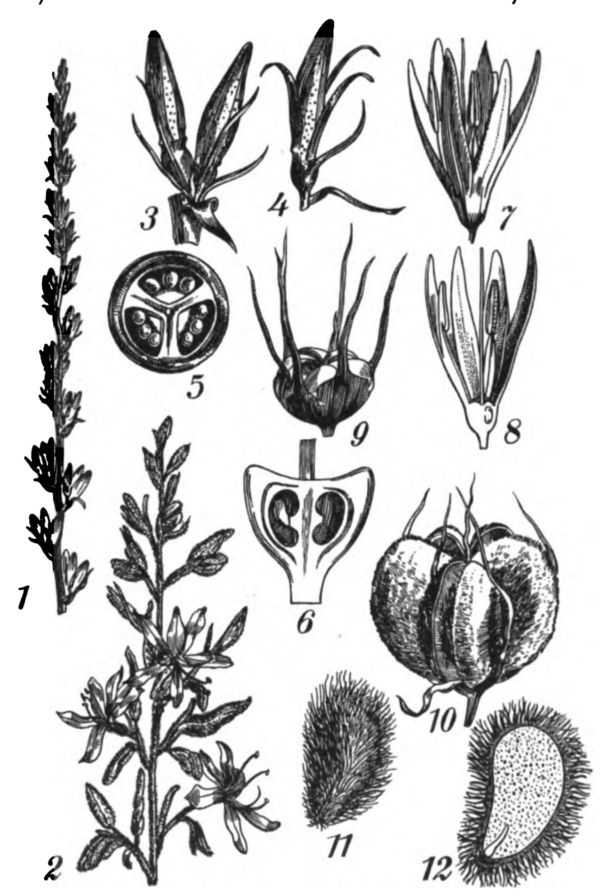


Fig. 546. Haemodoraceae. 1, 3—9 Haemodorum, 2, 10—12 Wachendorfia. 1 Haemodorum spicatum R. Br., Infloreszenz nach Bot. Mag., t. 1060. 2 Desgl. von Wachendorfia thyrsiflora L. 3 Partialinfloreszenz von Haemodorum spicatum, nach Endlicher. 4 Einzelne Blüte derselben vor der Entfaltung, nach Endlicher. 5, 6 Querschnitt und Längsschnitt durch den Fruchtknoten von Haemodorum spicatum, nach Endlicher. 7—9 Haemodorum teretifolium, nach Baillon. 7 Blüte. 8 Selbige halbiert. 9 Frucht. 10—12 Wachendorfia thyrsiflora, nach Baillon. 10 Frucht. 11 Same. 12 Selbiger halbiert.

Die Familie ist von den *Ophiopogonaceen* hauptsächlich durch die auf 3 reduzierten Stamina verschieden.

Pax gibt folgende Charakteristik der Familie:

Blütenhülle regelmäßig oder transversal und später durch Drehung fast median zygomorph, mit fehlender oder sehr kurzer Röhre; die Abschnitte der Blütenhülle deutlich 2-reihig. Stamina 3, den 3 inneren Abschnitten gegenüberstehend und ihnen am Grunde angeheftet, mit fadenförmigen, meist kurzen Staubfäden und dithecischen, introrsen Antheren. Der unter- oder oberständige Fruchtknoten ist 3-fächerig und enthält in jedem Fache nur wenige halb anatrope Ovula, sehr selten

sind deren viele vorhanden. Narben kopfförmig, ungeteilt. Frucht eine Kapsel mit (meist) wenigen Samen.

Es sind krautige, ausdauernde, kahle oder filzig bis wollig behaarte Pflanzen mit einem kurzen, mit alten Blattscheiden umkleideten Rhizom. Die meist grasartigen, immer aber schmalen, längsfaltigen Blätter sind reitend und bilden bodenständige Rosetten, aus denen sich ein, namentlich im unteren Teile nach $^1/_2$-beblätterter, wie es scheint terminaler Stengel erhebt, der einen meist reichhaltigen Blütenstand trägt. Letzterer ist einfach oder zusammengesetzt traubig, ährig oder seltener köpfchenförmig.

Die Familie ist, wie Pax selbst betont, wenig einheitlich und kann recht gut polyphyletisch sein, ja sie ist möglicherweise mit der Zeit ganz aufzulösen und unter die *Liliaceen* und *Amaryllidaceen* zu verteilen. Pax bringt zu ihr: *Haemodorum* (Australien), *Barberetta* (Kapland), *Hagenbachia* (Brasilien), *Dilatris* (Kap), *Lachnanthes* (Nordamerika), *Wachendorfia* (Kap), *Schieckia* (Südamerika), *Xiphidium* (Amerika) und *Pauridia* (Kap).

An die *Haemodoraceen* schließen sich wohl am besten die

Amaryllidaceae

im weitesten Sinne an, zu denen Baillon sogar die *Haemodoraceae* bringt. Dieser faßt die Familie aber sehr weit, bringt unter anderen auch die *Dioscoraceae* dazu. Aber auch in der Fassung, welche sie bei Pax erhalten, scheinen mir die *Amaryllidaceae* eine nicht einheitliche, polyphyletische Gruppe, und ich möchte vorschlagen, sie in die 3 Familien der *Hypoxidaceae, Agavaceae* und *Amaryllidaceae* s. str. zu zerlegen.

Von diesen schließen die

Hypoxidaceae

wohl unmittelbar an die *Haemodoraceae* an. Wie die *Haemodoraceae*, haben sie ein unterirdisches Rhizom, das beblätterte (oft wie bei den *Haemodoraceen* nach $^1/_2$, auch wohl nach $^1/_3$) oder blattlose Blütenstengel treibt. Wie bei den *Haemodoraceen*, steht der Blütenstengel ursprünglich terminal, später wird er aber durch sympodiale Sproßverkettung seitlich verschoben. Während aber bei den *Haemodoraceen* nur 3 Stamina vorhanden sind, gibt es hier meistens deren 6, jedoch sind z. B. bei *Tecophilea* nur 3 fruchtbar. Der Fruchtknoten ist stets unterständig. Daß *Ophiopogonaceae, Hypoxidaceae* und *Haemodoraceae* einander sehr nahe stehen, folgt wohl aus folgender Bemerkung von Pax: „es werden auch von den Autoren die *Conostylideae* und *Conanthereae* (2 Gruppen der *Hypoxidaceae*) mit den *Haemodoraceen* vereinigt, aber mit Unrecht, weil alsdann die Grenzen zwischen *Liliaceae (Ophiopognoideae)*, *Amaryllidaceae (Hypoxidoideae)* und *Haemodoraceae* völlig verwischt werden".

Die *Hypoxidaceae* in unserem Sinne werden nun von Pax in folgender Weise eingeteilt:

1) Blätter meist um 180° gedreht. Blütenstand eine Scheindolde. Involukralblätter meist vorhanden *Alstroemerieae.*
   Hierher *Bomarea* und *Leontochir* mit aktinomorphen und *Alstroemeria* mit zygomorphen Blüten.
2) Blätter linealisch. Blütenstand nicht doldig.
   α) Pflanzen behaart oder kahl. Blütenstand ährig oder traubig. Blütenstiel nicht beblättert *Hypoxideae.*
      Hierher *Hypoxis* mit aufspringender Kapsel und *Curculigo* mit Beere.

β) Pflanzen kahl, mit beblätterten Stengeln und lockeren, traubigen Blütenständen oder Einzelblüten. Stamina an der Spitze sich öffnend *Conanthereae.*
Hierher *Conanthera, Cyanella, Zephyra, Tecophilaea.*

γ) Pflanzen dicht filzig, mit beblätterten Stengeln und wickelartigen Partialblütenständen, die zu Rispen oder köpfchenartigen Blütenständen angeordnet sind *Conostylideae.*
Hierher: *Lanaria, Phlebocarya, Macropidia, Tribonanthes, Lophiola, Blancoa, Conostylis, Anigosanthus.*

Als Beispiel mag

Hypoxis

behandelt werden. Zu dieser Gattung gehören etwa 50 Arten, welche im tropischen Afrika, dessen östlichen Inseln, im tropischem Asien, Australien und den heißen Regionen von Süd- und Nordamerika vorkommen. Die Blüte hat 6 Perianthblätter, von denen die äußeren grün oder gefärbt, valvat sind, die inneren petaloid, gelb, imbrikat oder induplikat.

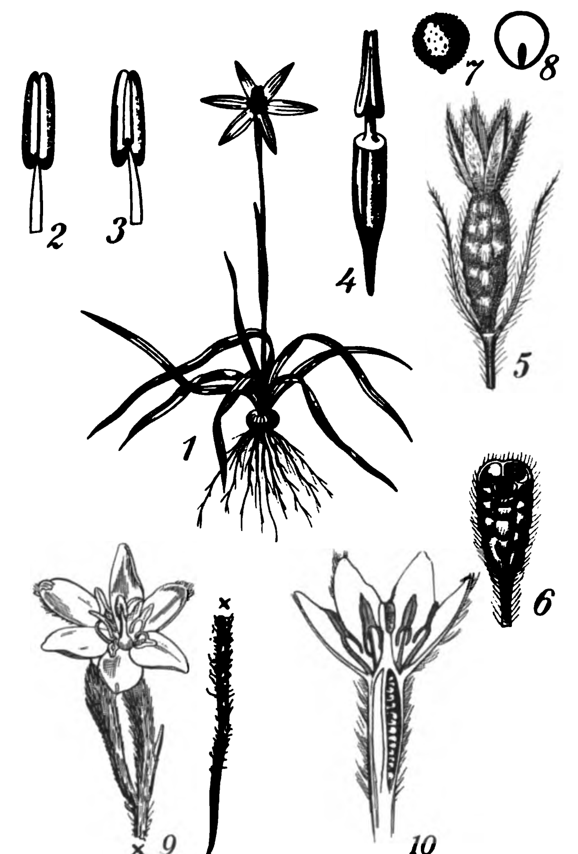


Fig. 547. Hypoxis stellata L., nach Turpin. 1 Habitus. 2, 3 Antheren in Vorder- und Hintenansicht. 4 Fruchtknoten mit den 3 zu einem konischen Körper vereinigten Narbenlappen. 5 Frucht, vom vertrockneten Perianth gekrönt. 6 Frucht, quer durchschnitten. 7 Same. 8 Selbiger halbiert. Hypoxis erecta, nach Baillon. 9 Infloreszenz, deren Stiel abgeschnitten und daneben gezeichnet ist. 10 Blüte halbiert.

Stamina 6. Das unterständige Ovar ist vollkommen oder unvollkommen 3-fächerig, multiovulat und hat einen Griffel mit 3 Narbenlappen, welche abstehen oder zu einem konischen Körper vereinigt sind. Die Frucht ist eine membranöse, vom vertrockneten Perianth gekrönte Kapsel und öffnet sich kreisförmig nahe der Spitze.

An die *Hypoxidaceae* schließen sich direkt die

Vellosiaceac

an, welche wohl aus *Hypoxis*-artigen Ahnen durch Spaltung der Staubfäden hervorgegangen sind. Bei einigen kommen noch 6 Stamina vor, bei anderen stehen an deren Stelle 6 vielmännige Bündel. Wie bei

Hypoxis, ist ein unterständiger 3-fächeriger Fruchtknoten vorhanden; verschieden sind aber die *Vellosiaceae* von den *Hypoxidaceen* auch noch durch die stark in das Innere des Fruchtknotens vorspringenden Placenten.

Dr. GOETHART, dessen Monographie der Familie bald erscheinen wird, teilte mir auf meine Bitte folgendes mit:

Die *Vellosiaceae* enthalten eine größere Anzahl von Arten, welche sehr beschränkte Areale zu bewohnen scheinen und infolgedessen in den

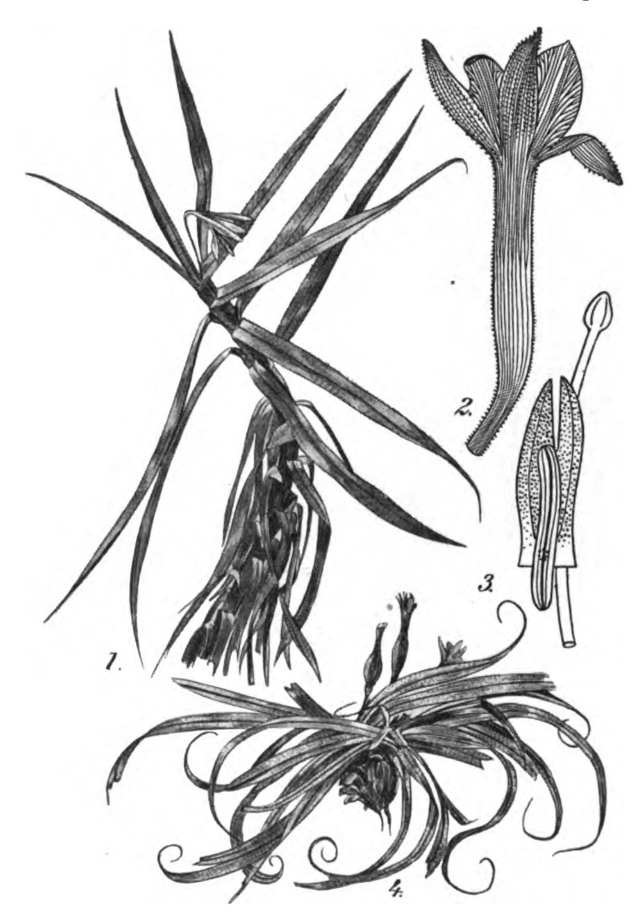


Fig. 548. 1 Barbacenia Beauverdii DAMAZIO. 2, 4 Barbacenia minuta GOETHART. 2 Blüte nach Entfernung eines Perianthblattes. 3 Stamen und Griffel. 4 Habitus.

Herbarien äußerst dürftig vertreten sind. Dadurch sind mehrere Arten nur erst sehr unvollständig bekannt, und ihre Zahl ist nur annähernd auf etwa 160 anzugeben. Diese sind über die Gattungen und Untergattungen in folgender Weise verteilt:

Barbacenia VELL. zählt 56 Arten, ausschließlich im tropischen Südamerika.

Die Gattung ist gekennzeichnet durch den Besitz von 6 Staubblättern, mit verbreiterten, oft an der Spitze gespaltenen Filamenten (Fig. 548, 3),

welche bei gewissen Arten zu einer Röhre verwachsen sind. Antheren unterhalb der Spitze des Filamentes dorsifix. Blätter mit zentralen Wasser(?)zellen und schwach entwickelten xerophytischen Eigenschaften.

Die Gattung *Vellosia* zählt 110 Arten. Wenn auch die Gattungen *Barbacenia* und *Vellosia* nahe verwandt sind, so meint doch GOETHART, daß sie durch eine Reihe von Merkmalen so scharf getrennt werden, daß die von PAX befürwortete Vereinigung zu einer Gattung nicht empfehlenswert ist.



Fig. 549. Vellosia, Subgenus Xerophyta. 1 V. (Xerophyta) arabica BAKER, nach HOOKER, Icones, 2364. 2 V. (Xerophyta) plicata MART. Original, nach einem im Botanischen Garten zu Leiden kultivierten Exemplar.

Die Gattung

Vellosia VELL.

ist in folgender Weise zu kennzeichnen: Stamina 6, oder in 6 Bündeln und dann oft von einem Schüppchen gestützt, mit nicht verbreiterten, meistens fadenförmigen Filamenten und apikalen, fast basifixen Antheren. Blätter in verschiedenem Grade xerophil gebaut. Wassergewebe, falls vorhanden, nicht aus isolierten Zellen bestehend.

Die Gattung *Vellosia* ist in 3 Subgenera zu zerlegen.

Das Subgenus

Xerophyta

besitzt nur 6 Stamina, und hat Blätter, welche im Aufbau recht verschiedene Typen zeigen. Diese Untergattung zählt 42 Arten, von denen 25 im tropischen und subtropischen Afrika (von Arabien bis in die Kapkolonie) und 12 in Südamerika vorkommen.

Das Subgenus *Xerophyta* ist das einzige, das zu gleicher Zeit in Afrika und in Amerika vorkommt; die meisten afrikanischen Arten zeigen einen besonderen Typus der Blattstruktur, welcher bei nur einer amerikanischen Art vorhanden ist und zwar bei *V. (Xerophyta) boliviensis*, dem einzigen Repräsentanten der ganzen Familie in Bolivien. Bei den übrigen Arten ist der Blattbau sehr verschieden und zeigt Uebereinstimmung zum Teil mit dem von *Euvellosia* und *Radia*, sowie mit

Barbacenia. In mancherlei Hinsicht abweichend ist u. a. der Blattbau bei einer afrikanischen Art [*V. (Xerophyta) elegans* (TALBOT) HOOKER] und unter den amerikanischen u. a. bei *V. (Xerophyta) plicata* MART.

Das Subgenus

Eu-Vellosia

hat die Stamina in 6 Bündel angeordnet, die Perianthröhre nicht oder kaum oberhalb des Fruchtknotens verlängert. Blätter stark xerophil. Diese Untergattung zählt etwa 60 Arten und ist auf Südamerika beschränkt.

Das Subgenus

Radia

hat ebenfalls die Stamina zu Bündeln vereinigt, das Perianthrohr aber oberhalb des Fruchtknotens stark verlängert. Die Blätter sind xerophil, nach verschiedenen Typen gebaut. Die Untergattung zählt nur 9, auf Südamerika beschränkte Arten.

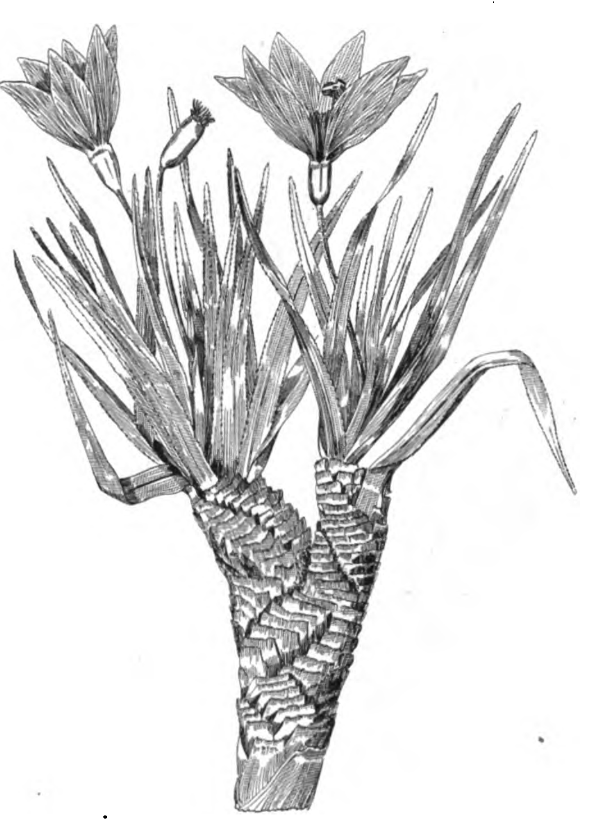


Fig. 550. V. (Eu-Vellosia) compacta SEUB. Habitus eines blühenden Sproßendes, nach Flora brasiliensis.

Bei den *Vellosiaceen* ist der Stengel relativ nur dünn, aber die meisten Arten besitzen anscheinend einen dicken Stamm, indem der Stengel umgeben wird von den lang persistierenden, bisweilen sogar noch wachsenden und verhärteten Blattbasen und von einem Mantel von Adventivwurzeln, welche schon an der jungen Stengelspitze entstehen und dann am Stengel entlang durch die Blattbasen hindurch nach unten wachsen. So können sich Stämme von 10, ja sogar 15 cm Durchmesser bilden.

Die dichtgedrängten, spiralig oder 3-zeilig gestellten Blätter sind bei den meisten Arten zu einem endständigen Schopf vereinigt. Sie zeigen vielfach ausgesprochene und stark verschiedene Merkmale xerophiler Natur, zumal durch die Stellung und den Bau der Stomata, die oft in tiefen Längsgruben der Blattunterseite liegen, durch die Verdickungsschichten der Epidermis, durch ein vielfach mächtig entwickeltes mechanisches Gewebe und durch ein bei vielen Arten subepidermal oder zentral vorhandenes Wassergewebe oder durch Wasserzellen (?).

Die anatomische Struktur des Blattquerschnittes wurde durch WARMING für eine größere Artenzahl der Gattung *Vellosia* untersucht, und er konnte zeigen, daß der Aufbau des Blattes recht brauchbare Merkmale zur Unterscheidung der Arten liefert. GOETHART hat die von WARMING untersuchten und alle sonstigen von ihm gesehenen Arten ebenfalls auf die anatomische Blattstruktur untersucht und die von WARMING erhaltenen Resultate völlig bestätigen können.

Während bei der Gattung *Barbacenia,* bei der der xerophytische Charakter viel weniger entwickelt ist, der Blattbau mit der Art nur wenig wechselt, trifft das gerade Gegenteil bei der Gattung *Vellosia* zu.

Die Differentialmerkmale sind nicht nur für die Artunterscheidung wichtig, sondern auch, speziell bei der Untergattung *Eu-Vellosia,* recht brauchbar zur Charakterisierung vieler Sektionen. Inwieweit dies für die Untergattung *Xerophyta* und *Radia* zutrifft, kann bloß eine Untersuchung vollständiger Materialien lehren.

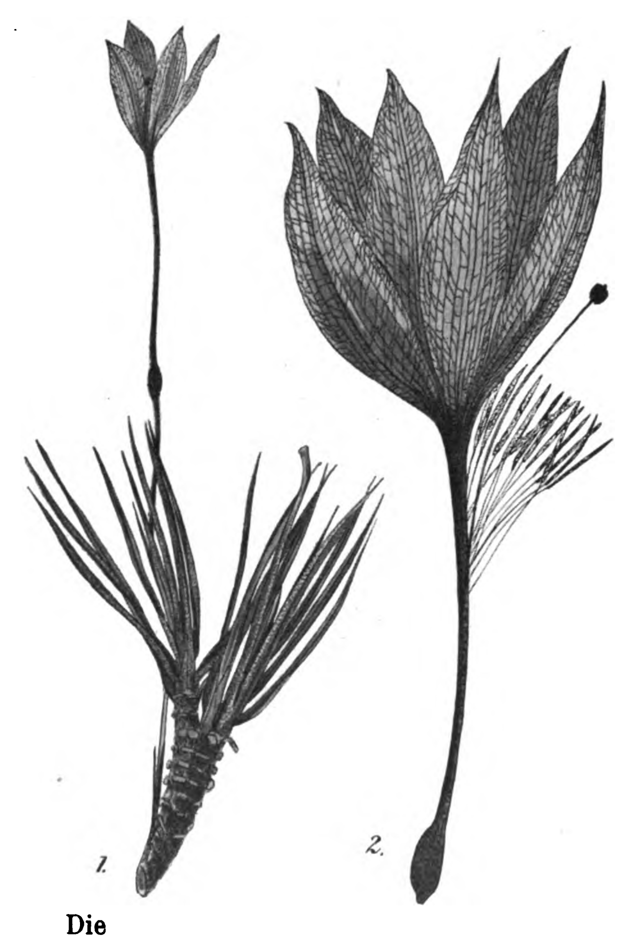


Fig. 551. V. (Radia) annulata GOETHART. Blühendes Sproßende. 2 V. (Radia) maculata GOETH. Blüte mit seitlich durch Aufschlitzen der Perianthröhre hervorgeholten Staubfäden und Griffel.

Die

Agavaceae

bilden eine Familie, welche wohl aus den *Dracaenaceen* durch Unterständigwerden des Fruchtknotens hervorgegangen ist, vielleicht aus *Yucca*-ähnlichen Ahnen.

Es gehören zu den *Agavaceen: Agave, Beschorneria, Bravoa, Doryanthes, Fourcroya, Polianthes.*

Die Gattung

Agave

kann als Typus der Familie betrachtet werden. Die hermaphroditen Blüten sind aktinomorph und haben einen hohlen, engen und verlängerten

Blütenboden, in welchen der unterständige Fruchtknoten versenkt ist. Die Sepala und Petala, je in der Dreizahl vorhanden, sind sich fast gleich und valvat oder kaum imbrikat. Die Zahl der Stamina beträgt 6, und es ist ein hohler Griffel mit meistens nur einer Narbe vorhanden, bisweilen aber ist die Griffelspitze dreilappig. Das Ovar ist 3-fächerig und enthält viele Ovula. Die anfänglich fleischige Frucht wird später trocken und öffnet sich lokulizid.

Manche *Agaven* erinnern durch ihre dicken, fleischigen, oft stark gezähnten Blätter an gewisse *Aloe*-Arten, und im Volksmunde wird *Agave* oft *Aloe* genannt, ja wenn sie blüht, die hundertjährige *Aloe*. In diesem Satze ist das Adjektivum ebenso falsch wie das Substantivum, indem die *Agaven* in viel niedrigerem Alter blühen, wenn wenigstens die Bedingungen nicht gar zu schlecht sind.

Nebenstehende Figur mag noch einen Eindruck der Gattung geben.



Fig. 552. **Agave**, nach BAILLON. 1 Blühende Pflanze. 2 Blüte. 3 Selbige im Längsschnitt.

Eine Arbeit über die x-Generation von *Agave* ist mir nicht bekannt, außer einer sehr sorgfältigen Untersuchung der Reduktionsteilung in den Mikrosporenmutterzellen von *Agave virginica* durch SCHAFFNER (Bot. Gaz., Vol. 47, 1909, p. 198 ff.), auf welche hier verwiesen werden mag. In letzterer Zeit ist von WIELAND *Agave* in den Kreis seiner Betrachtungen über den Ursprung der *Angiospermen* gezogen worden, und darüber muß hier etwas gesagt werden.

In der Mixteca alta, dem hohen Land der Mixteca-Indianer in Mexiko, fand WIELAND in rhätisch-liassischen Schichten eine sehr große Anzahl von *Cycadalen*-Arten und darunter die Staminalscheibe einer *Cycadale,* welche er die El-Consuela-Scheibe nennt und welche aus 8—10 Sporophyllen besteht, die im Gegensatz zu denen von *Bennettites (Cycadoidea)* nicht doppelt, sondern einfach gefiedert sind.

Dieser Fund veranlaßt ihn zu einer Ableitung der höheren *Angiospermen*-Familien in folgender Weise.

Bei der Gattung *Bennettites (Cycadoidea)* hatte er schon nachgewiesen, daß die Zahl der Mikrosporophylle bei verschiedenen Arten sehr verschieden sein kann. So gibt es deren bei *Cycadoidea dacotensis* 18,

bei *C. ingens* 12 und bei *C. Jennyana* 10. Nichts steht also der Annahme entgegen, daß es einmal eine *Cycadoidea* mit 5 Mikrosporophyllen gegeben hat, etwa wie in Fig. 553, 1 abgebildet.

Bei der El-Consuela-Staminalscheibe (Fig. 553, 2) ragen die Mikrosporophylle nur etwa 1,5 cm über die campanulate Scheibe hervor. Nimmt man nun an, daß die Campanula ihre Größe beibehält, die Mikrosynangien aber auf je ein einziges reduziert werden, so erhält man eine hypo-

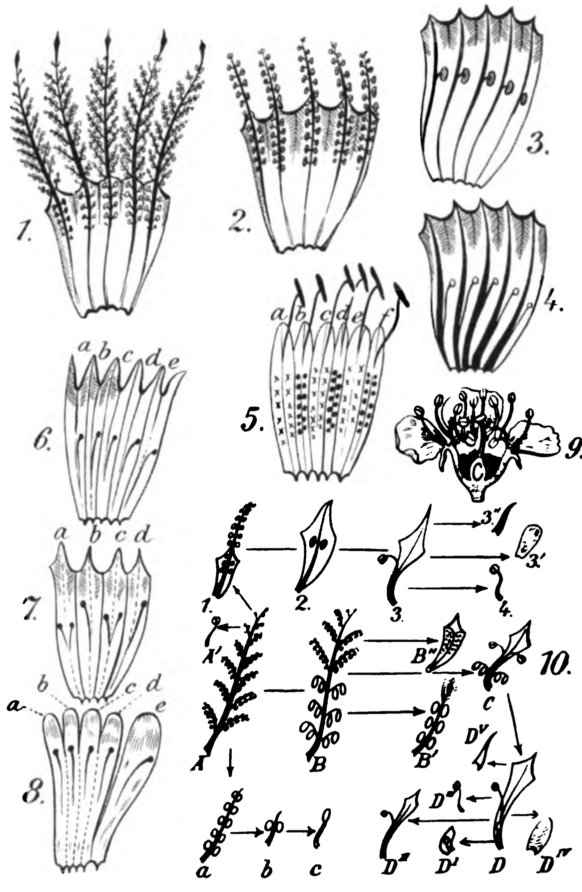


Fig. 553. Ableitung verschiedener Angiospermen von Bennettites-artigen Ahnen, nach WIELAND. 1 Staminalscheibe einer hypothetischen Cycadoidea-Art mit 5 bipinnaten Mikrosporophyllen. 2 Die El-Consuela-Staminalscheibe mit einfach gefiederten Mikrosporophyllen, nur insoweit modifiziert, daß statt der in Wirklichkeit in der 8- oder 10-Zahl vorhandenen Mikrosporophylle nur 5 gezeichnet sind. 3 Hypothetische archaeosolandrische Proangiosperme, bei welcher die Mikrosporophylle bis auf 1 Synangium reduziert sind. 4 Blüte eines „Morning glory" (Ipomoea?), aufgeschlitzt. 5 Archaeo-amarallidaceen-artige Proangiosperme, aus 6 heterosporen Sporophyllen entstanden. 6 Sympetale Blüte mit 6 scheinbar alternipetalen Staubblättern. 7 Cruciferen-artige Blüte. 8 Diagramm einer Lonicera-Blüte. 9 Blüte von Prunus Cerasus (Kirsche). 10 Theoretisch angenommene und wirkliche Stadien in der Entwickelung von Makrosporophyllen und Mikrosporophyllen existierender Spermaphyten aus hypothetischen homosporen Sporophyllen.

A homospore frühe Pteridophyten (paläozoisch), B heterospore Pteridophyten aus A entstanden (permisch?), B' karpellartiges Derivat von B (permisch; Cycas), B'' Staminalderivat von B (permisch), C reduziertes heterospores Organ von B und Ahne sympetaler Angiospermen, D weiteres Reduktionsstadium von C, welches potentiell alle Organe einer kompletten Blüte bilden könnte, wie D^{I} ein Karpell, D^{II} ein Stamino-petalum, D^{III} ein Stamen, D^{IV} ein Petalum, D^{V} ein Sepalum.

a Ein wirkliches Karpellblatt, b ein reduziertes Karpellblatt, c gestieltes Ovulum oder Same (Cycadoidea).

1 Wirkliches Staminalblatt (Williamsonia, Cycadoidea) vom Typus, der zu gamopetalen Angiospermen führt. 2 Wirkliches reduziertes Staminalblatt. 3 Wirkliches Staminopetalum. 4 Stamen. 3' Petalum, 3'' Sepalum.

Gruppen: B' + B'' = Cordaitales, Coniferales, Ginkgoales, Cycadales,
A + C = Cycadoideae und viele Proangiospermen,
A' + C = Magnoliaceae, Liriodendropsis etc.,
A' + c = viele Typen nackter Blüten,
C + D = sympetale und Convolvulaceen-artige Formen,
D^{I} + D^{II} = viele Angiospermen,
A + a = Proangiospermen.

thetische Form wie Fig. 553, 3, von welcher dann eine *Convolvulaceen*-Blüte wie Fig. 553, 4 leicht abgeleitet werden kann, weshalb WIELAND die in Fig. 553, 3 abgebildete Form „Archaeosolandrous" nennt.

Diese selbstverständlich nur für den Staminalteil geltende Ableitung versucht WIELAND nun auch auf den Ovularteil auszudehnen.

Daß eine apikale Serie von Makrosporophyllen, welche einen zentralen ovulaten Kegel bildete, eine Hauptrolle in der Entwickelung der *Magnoliaceen* spielte, ist nach WIELAND evident. Daß aber in allen Fällen ein solcher Kegel gebildet wurde, ist nach ihm eine schwerfällige Hypothese.

So fragt er sich dann, in welcher anderen Weise die ovulate Region der *Angiospermen* gebildet werden konnte.

Die Frage läßt sich vielleicht durch *Agave* beantworten, welche nach ihm 6 große versatile Antheren mit langen, hervorragenden, auf 6 verwachsenen Sporophyllen inserierte Filamente hat, von denen 3 kleiner, die 3 anderen, alternierenden, größer sind.

Nun meint er, daß eine solche Blüte entstanden sein könnte aus einem Kreise von 6 heterosporen Sporophyllen mit basalen Makrosporen und apikalen Mikrosporen. Wenn in einer solchen Form die Sporophylle alternierend ihre Makrosporangien verlören, würde man eine „archaeo-amarillidaceous" Blüte bekommen wie Fig. 553, 5. Durch Verwachsung der unteren Teile könnte dann ein trilokulares Ovar entstehen, und wir hätten die Blüte von *Agave*.

Auf weitere Ausführungen in diesem Aufsatze WIELANDS (The Williamsonia's of the Mixteca alto, Bot. Gaz., Vol. 48, 1909, p. 427) wollen wir hier nicht eingehen, die Figuren geben weitere Auskunft.

Uns interessierte hier nur die Anregung WIELANDS, daß *Angiospermen* entstanden sein können aus Blüten, bei denen Makrosporophylle und Mikrosporophylle schon gesondert waren (z. B. *Liriodendron* aus *Bennettites*-artigen Ahnen), aber auch aus (gänzlich hypothetischen) Blüten mit heterosporen Sporophyllen. Diese Anregung des großen Kenners der fossilen *Cycadalen* möchte ich hier nicht übergehen, wenn sie mir auch etwas sehr hypothetisch vorkommt.

Eine andere *Agavaceen*-Gattung,

Doryanthes,

zeigt eine wichtige morphologische Eigentümlichkeit und mag deswegen hier besprochen werden. Es ist dies eine australische Gattung, welche 3 rotblütige Arten zählt. Die Staubfäden sind am Grunde etwas verdickt, die Narbe ist sehr klein.

Die bekannteste, in unseren Warmhäusern kultivierte *D. excelsa* CORR. die Riesenlilie der Eingeborenen, ist ein Kraut mit aufrechtem Stengel, einer Rosette von großen schwertförmigen, grundständigen Blättern und kleinen Stengelblättern; die purpurfarbigen Blüten stehen in fast gegenständigen Aehren, welche kopfig am Ende des Stengels angehäuft sind. Die Blüten sind sehr groß, und das große Tragblatt jeder Blüte ist rot. Das Perianth hat eine dicke kurze Röhre und große, ausgebreitete, freie Lappen.

Doryanthes Palmeri ist interessant wegen ihrer „Vorläuferspitze", welche GOEBEL (Ueber die Bedeutung der Vorläuferspitze bei einigen Monokotylen, Flora, 1901, p. 470 ff.) beschreibt.

Mit dem Namen „Vorläuferspitze" hat RACIBORSKI den in der Entwickelung vorauseilenden, von dem übrigen Blatte durch Gestalt

und Bau mehr oder minder verschiedenen Endteil eines Blattes bezeichnet.

Solche Vorläuferspitzen finden sich bei vielen Dikotylen und Monokotylen, namentlich auch bei Kletterpflanzen. Die Fig. 554, 1—6 von *Helmia* möge erläutern, in wie hohem Grade diese Vorläuferspitzen dem übrigen Teil des Blattes vorauseilen. Ihr Reichtum an abgelagerten Exkretstoffen, Kalkoxalatkristallen, Gerbstoff- und Schleimzellen macht es RACIBORSKI wahrscheinlich, daß die Vorläuferspitzen die zur Zeit nötigen Lebensfunktionen ausüben, solange der übrige Teil des Blattes dazu noch nicht imstande ist.

Für die Monokotylen, welche nicht klettern, kam GOEBEL zu dem Resultat, daß die oft mächtig entwickelte Vorläuferspitze dem Knospenabschluß dient, weshalb er sagt, man könnte sie als „Abschlußkörper" bezeichnen. Das zeigt nun sehr schön *Doryanthes*, und dies mag an der Hand GOEBELS hier erörtert werden.

Fig. 554. Vorläuferspitzen von Doryanthes (nach GOEBEL) und Dioscorea (Subgenus Helmia), nach RACIBORSKI. 1—6 Verschiedene Entwickelungsstadien der Blätter von Helmia triphylla. 1 Zweigspitze mit eben sich zeigenden Blättern. 2—6 Verschieden alte Blätter. 7—10 Doryanthes Palmeri. 7 Frei präparierte Knospe. VS Vorläuferspitze des ältesten noch unentfalteten Blattes der Knospe. VS_1 Vorläuferspitze des nächst jüngeren Blattes. 8 Querschnitt durch ein Blatt und die Vorläuferspitze des nächst jüngeren (V). 9 Querschnitt durch die Vorläuferspitze in seinem oberen soliden, 10 in seinem unteren hohlen Teile.

Bei *D. Palmeri* erreichen die Vorläuferspitzen an jungen Pflanzen eine Länge von ca. $3^1/_2$ cm. Von der flachen Blattspreite unterscheiden sie sich durch Gestalt, Färbung und Konsistenz. Sie sind namentlich im Querschnitt annähernd rund bis stumpf dreikantig, die Gestalt also mehr oder weniger zylindrisch. Sie setzt sich nach unten hin in die Mittelrippe, nach oben in die Ränder des Blattes fort, so daß sie an ihrer Basis etwas ausgehöhlt ist (Fig. 554, 7). Die Farbe ist heller grün als die der Spreite, ihre weißliche Farbe wird durch den Reichtum an Intercellularräumen, welche durch Spaltöffnungen mit der Atmosphäre in Verbindung stehen, verursacht. So ist sie also imstande, dem Blatte Sauerstoff zuzuführen.

In der Fig. 554, 7 sehen wir die Außenansicht des oberen Teiles eines noch unentfalteten Blattes, dessen eingerollte Ränder oben eine

Spalte frei lassen, aus welcher die Vorläuferspitze des nächstjüngeren Blattes hervorragt, welche hier locker in der durch das ältere Blatt gebildeten Röhre liegt. Bei jüngeren Blättern füllt aber der „Abschlußkörper“ tatsächlich die vom nächstälteren Blatte gebildete Röhre aus und bewirkt so den Knospenabschluß.

Die Gattung *Polianthes* ist zumal durch *P. tuberosa* bekannt, die Tuberose, welche die wohlriechenden, oft gefüllten Blüten liefert und eine der beliebtesten Zierpflanzen ist; sie entstammt ebenso wie die beiden anderen Arten dieses Genus dem zentralen Amerika.

Die Gattung *Fourcroya,* welche (vergl. Trelease in Treubs Festschrift) im Jahre 1793 durch Ventenat, auf Grund ihrer röhrenlosen Blüten, ihrer kurzen, unten verdickten Filamente und wegen ihres Griffels mit dicker Basis und stumpfer Spitze von *Agave* getrennt wurde, weicht auch in ihrer geographischen Verbreitung von dieser Gattung ab. Während *Agave* in Mexiko zentralisiert ist, findet *Fourcroya* ihren endemischen Brennpunkt in den Anden von Columbia und Venezuela, von wo sie zu der Ostküste Brasiliens hinuntersteigt, bis zu den Antillen und durch Zentralamerika hindurch Yucatan erreicht. Die scharf ausgeprägte, kleine, arboreszente Sektion der *Serrulatae* allein kommt oberhalb Yucatan, in den hohen Bergen bei Oaxaca und in der Nähe der Hauptstadt Mexikos vor.

Die Gattung zählte bis vor kurzem 40 Arten, welche aber von Drummond (Rep. Missouri Bot. Garden, Vol. 18, 1907) auf 10 reduziert wurden. Die *Fourcroyen* liefern Bastfasern, Sisalhanf, Manillahanf, und sind zumal interessant, weil sie fast nie Samen liefern (von vielen Arten überhaupt unbekannt), sondern sich durch Bulbillen, welche sich nach der Blüte in den Infloreszenzen bilden, fortpflanzen. Die *Fourcroyas* sind monokarp, sterben also nach der Blüte ab.

Die

Amaryllidaceae s. str.

können direkt als *Alliaceen* aufgefaßt werden, deren Fruchtknoten unterständig geworden sind, dafür spricht ihre scheindoldige Infloreszenz sowie die Spathablätter unter ihr. Die Uebereinstimmung zwischen einem *Agapanthus* oder *Allium ursinum* unter den *Alliaceen* und einer *Hessia* unter den *Amaryllidaceen* ist z. B. treffend. Die *Amaryllidaceae* sind meist vollkommen kahle Pflanzen mit mehr oder weniger vollkommenen Zwiebeln. Blütenformel durchgehend S 3 P 3 St (3 + 3) Carp (3). Der Blütenschaft ist vorzugsweise axillär, blattlos, vor oder mit den Blättern erscheinend, mit freien oder verwachsenen Spatha- oder Involucralblättern mit meistens zahlreichen Blüten in Scheindolden, selten Blüten einzeln. Antheren intrors. Blätter linealisch, sehr selten herzförmig, meistens Divergenz $^1/_2$.

Die Familie wird von Pax folgendermaßen eingeteilt:

α) Nebenkrone fehlt stets.
  I. Schaft blattlos.
    1) Nur wenige Ovula in jedem Ovarfache — *Hemanthinae.*
       Hierher: *Hessea, Haemanthus, Buphane, Griffinia, Clivia, Strumaria.*
    2) Viele Ovula in jedem Ovarfache.
       *) Perianthröhre fehlt oder sehr kurz. Stamina daher fast epigyn.

a) Aktinomorph, Blüten einzeln oder wenige *Galanthinae*.
Hierher: *Galanthus*, *Lapiedra*, *Leucojum*.
b) Meist zygomorph in reichen Scheindolden *Amaryllidinae*.
Hierher: *Nerine*, *Amaryllis*, *Brunswigia*, *Vallota*, *Anoiganthus*, *Ungernia*.

**) Perianthröhre verlängert, Stamina daher perigyn.



Fig. 555. 1 Hessea stellaris (JACQ.) HERB., Habitus nach JACQUIN. 2 Galanthus nivalis, nach OUDEMANS. 3 Nerine flexuosa (JACQ.) HERB., nach JACQUIN. 4, 5 Sternbergia lutea, nach BAILLON. 4 Habitus. 5 Blüte halbiert.

a) Blüten einzeln *Zephyranthinae*.
Hierher: *Zephyranthes*, *Haylockia*, *Cooperia*, *Sternbergia*.
b) Blüten in reichen Scheindolden *Crininae*.
Hierher: *Chlidanthus*, *Crinum*[1]), *Ammocharis*, *Cyrtanthus*.

---

1) Interessant, weil die einzige Monokotyle mit 1 statt 2 Integumenten.

II. Stengel beblättert *Ixiolirinae.*
Hierher: *Ixiolirion.*

β) Nebenkrone vorhanden, bisweilen auf einzelne Schuppen oder einen Ring reduziert.

I. Ovula in jedem Fache nur wenige, bisweilen nur 1 Fach entwickelt. Blätter meist herzförmig oder elliptisch *Eucharidinae.*
Hierher: *Calliphruria, Hymenocallis, Elisena, Eucharis, Eurycles, Calostemma.*

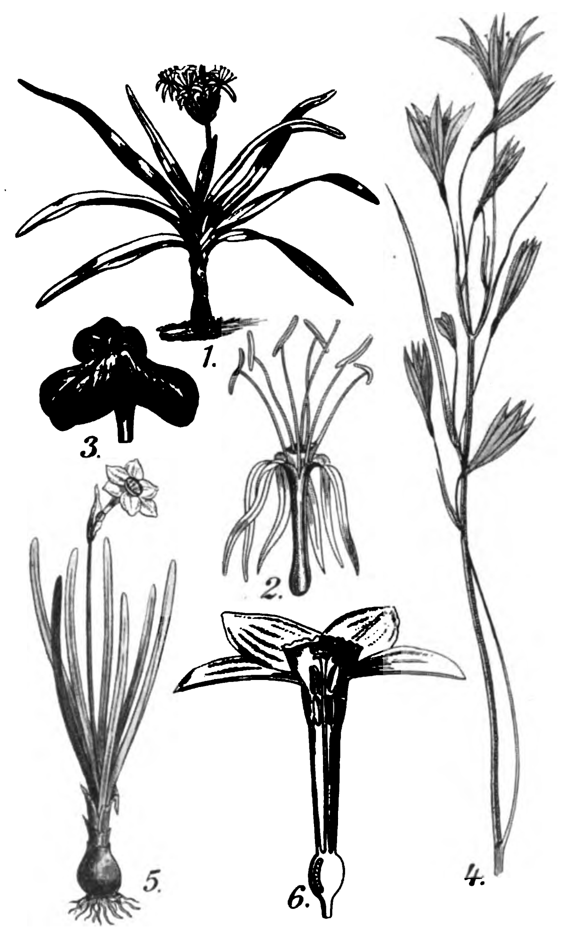


Fig. 556. 1—3 **Crinum asiaticum**, nach BAILLON. 1 Habitus. 2 Blüte. 3 Frucht. 4 **Ixiolirion.** 5, 6 **Narcissus poeticus**, nach BAILLON. 5 Habitus. 6 Blüte halbiert.

II. Ovula sehr viele in jedem Fach. Blätter nie herzförmig.

a) Nebenkrone becherförmig, oder zu einzelnen Schuppen reduziert.

1) Stamina innerhalb der becherförmigen Nebenkrone eingefügt. Nebenkrone am Schlund der verlängerten Perianthröhre *Narcissinae.*
Hierher: *Cryptostephanus, Tapeinanthus, Narcissus.*

2) Stamina aus dem Rande der becherförmigen Nebenkrone entspringend. Nebenkrone nicht am Schlund aufsitzend, bis-

weilen zu einzelnen Schuppen reduziert, Blütenröhre bisweilen kurz *Pancratineae.*

Hierher: *Pancratium, Stenomesson, Placea, Hyline, Sprekelia, Hippeastrum, Vagaria, Lycoris.*

b) Nebenkrone zu einem unscheinbaren Ringe reduziert, aus dessen Rande die Stamina entspringen. Perianthröhre meist kurz, seltener verlängert *Eustephineae.*

Hierher: *Urceolina, Eucrosia, Phaedranassa, Eustephia.*

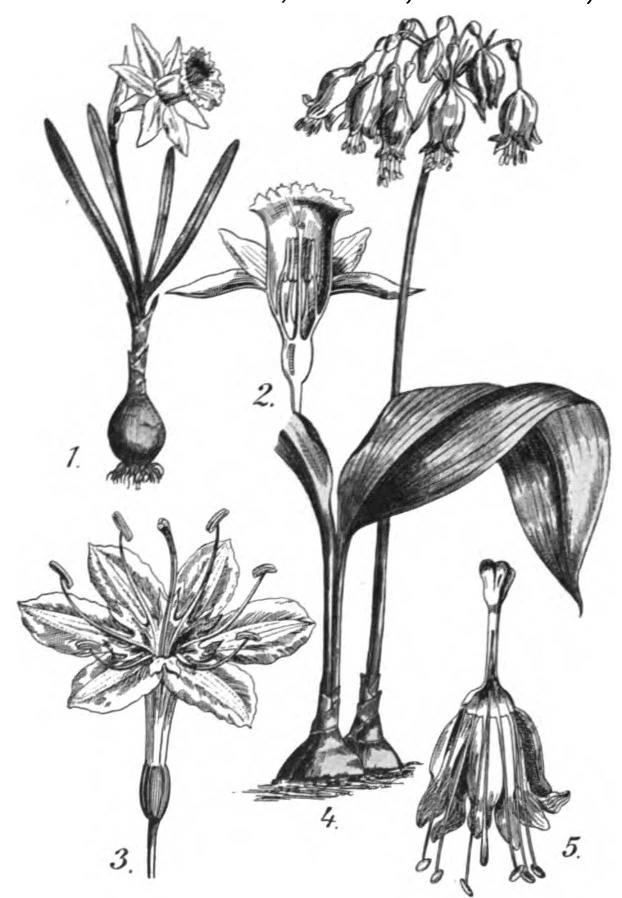


Fig. 557. 1, 2 Narcissus pseudonarcissus, nach BAILLON. 1 Habitus. 2 Blüte halbiert. 3 Pancratium illyricum, Blüte nach BAILLON. 4, 5 Urceoline pendula (RUIZ. et PAV.) HERB. 4 Habitus nach Bot. Mag., t. 5464. 5 Blüte halbiert, nach derselben Quelle.

Die Familie der

Bromeliaceae

ist eine ausschließlich tropische und subtropische amerikanische Familie, welche vorwiegend aus Epiphyten und Felsbewohnern, seltener aus Erdpflanzen besteht. Die Epiphyten sind hauptsächlich Bewohner des regenreichen Urwalds und zeigen manche sehr interessante Anpassungen an ihren Standort, wie Wasser- und Humussammlung; das in ihren Blattachseln gesammelte Wasser kann so ausgiebig sein, daß es wieder

Wasserpflanzen, z. B. *Utricularien,* enthält. Die Nichtepiphyten bewohnen vorwiegend die Campos und die Meeresküste.

Die Stämme sind nur bei wenigen Arten verlängert, meistens gestaucht, mit rosettenartig gehäuften Blättern. Die Infloreszenzen sind meist terminal, ähren-, trauben- oder rispenförmig.

Die Blüten meistens zwitterig und aktinomorph, trimer, mit Kelch und Krone deutlich differenziert. Stamina 6. Fruchtknoten ober- bis unterständig. Der Embryo liegt dem Endosperm an oder ist darin versenkt. Die Frucht ist eine Beere oder Kapsel.

Trotz ihres mehlreichen Endosperms, was Veranlassung gewesen ist, die Gruppe in der Reihe der *Enantioblastae* unterzubringen, glaube ich mit v. WETTSTEIN, daß sie am nächsten mit den *Liliaceen* s. l. verwandt ist, und es scheint mir am besten, sie von *Agave*-artigen Eltern, d. h. als gemeinsamen Ursprungs mit den *Agavaceen,* aufzufassen. Durch ihren bisweilen noch oberständigen Fruchtknoten sind sie weniger weit, durch ihre Perianthdifferenzierung in Kelch und Krone weiter fortgeschritten als die *Agavaceen,* mit denen sie weiter die vielfach gestauchte Stammform und gesägte Blätter gemein haben.

Von WITTMACK werden sie in folgender Weise eingeteilt:

A. Frucht eine Beere: *Sarcocarpeae* BROGN.
   a) Ovar unterständig. Blätter dornig gezähnt (ausgen. *Ronnbergia*) *Bromelieae.*

B. Frucht eine Kapsel: *Sclerocarpeae* BROGN.
   a) Ovar halb oder fast ganz oberständig. Blätter meist schlaff, lang, schmal ganzrandig oder nur nach der Basis hin gezähnt *Pitcairnieae.*
   b) Ovar oberständig.
      α) Blätter dornig gezähnt, meist stammbildende Pflanzen der subtropischen Zone *Puyeae.*
      β) Blätter ganzrandig, mit verbreiterter Basis. Samen mit Haarkrone *Tillandsieae.*

MEZ teilt ein:

A. Ovar unterständig, Frucht beerenartig. Samen nackt. Pollenform verschieden *Bromelieae.*
B. Ovar halb oberständig oder oberständig. Frucht eine Kapsel. Samen geflügelt (selten nackt). Pollen mit Furche *Pitcairnieae.*
C. Ovar oberständig oder sehr selten schwach halboberständig. Frucht eine Kapsel. Samen mit langem federartigen Anhang *Tillandsieae.*

Er bringt *Puya* und Verwandte zu den *Pitcairnieae,* welche er einteilt:

I. Ovar halboberständig. Samen geflügelt oder mit Anhängsel *Pitcairniineae.*
II. Ovar oberständig. Samen geflügelt *Puyinae.*

Der Unterschied ist also gering.

Zu den *Bromelieae* gehören: *Bromelia, Karatas, Nidularium, Greigia, Cryptanthus, Disteganthus, Rhodostachys, Ochagavia, Ananas, Billbergia, Quesnelia, Aechmea, Portea, Streptocalyx, Ortgiesia, Pothuava, Lamprococcus, Chevaliera, Hohenbergia, Hoplophytum, Ronnbergia, Araeococcus, Echinostachys, Macrochordium, Canistrum* und *Pironneava.*

Zu den *Pitcairnieae*: *Brocchinia* und *Pitcairnia.*

Zu den *Puyeae*: *Puya* (inkl. *Pourretia*), *Encholirion, Dyckia* und *Hechtea.*

Zu den *Tillandsieae*: *Sodiroa, Caraguata, Massangea, Schlumbergeria, Guzmannia, Tillandsia, Vriesea* und *Catopsis*.

Am primitivsten sind wohl die

Puyeae,

welche den *Agavaceen* und *Dracaenaceen* vielleicht am nächsten stehen und wahrscheinlich mit den *Agavaceen* gemeinsamen Ursprungs sind.

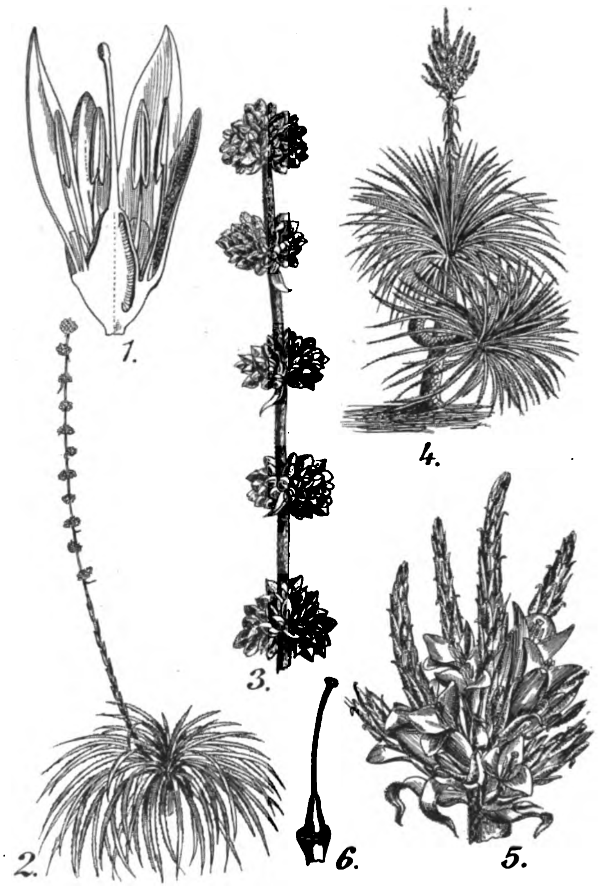


Fig. 558. Hechtia — Puya. 1 Puya-Blüte im Längsschnitt. 2, 3 Hechtia glomerata ZUCC. 2 Habitus nach WITTMACK. 3 Teil einer Infloreszenz, nach ZUCCARINI. 4—6 Puya chilensis MOLINA, nach Bot. Magaz., t. 4715. 4 Habitus. 5 Teil einer Infloreszenz. 6 Fruchtknoten.

Von diesen ist zumal *Hechtia* im Habitus sehr *Agave*-ähnlich, aber durch die durch Abort eingeschlechtlich gewordenen Blüten weniger primitiv als *Puya*. Die *Puyas* sind auch noch sehr *Agave*-ähnlich, mit Blüten vom gewöhnlichen Monokotylentypus mit 3 freien Kelch- und Kronen- und 6 freien Staubblättern und einem langen Griffel mit kurzer knopfförmiger Narbe.

Die Gattung zählt eine geringe Anzahl Arten in Peru und Chile. Gewisse Arten können sehr groß werden, so ist der Stamm der blau-

blütigen *P. Whytei* (schöne Abbildung in der North Gallery in Kew) etwa 3 m hoch, der Blütenstand über 1 m lang, dessen Stiel 2 m. Es sind Bewohner der trockenen Gegenden Zentral-Chiles.

Die *Pitcairnieae* schließen sich direkt an die *Puyeae* durch Unterständigwerden des Fruchtknotens an. Die hierhergehörige Gattung *Pitcairnia* hat oft sehr lange Infloreszenzstiele, welche sich herabbiegen und dem Boden anliegen, wonach die korallenroten Blüten, welche etwas zygomorph sind, durch Drehungen ihrer Blütenstiele sich einseitswendig vom Boden abheben.

Die Pflanzen leben herdenweise, Dickichte bildend, wie viele *Elettarien* in den Tropen Asiens, und es ist gewiß interessant, daß beide Pflanzengruppen dem Boden anliegende korallenrote Infloreszenzen ausgebildet haben; man vergl. z. B. *Pitcairnia corallina* L. et A. mit *Elettaria solaris*.

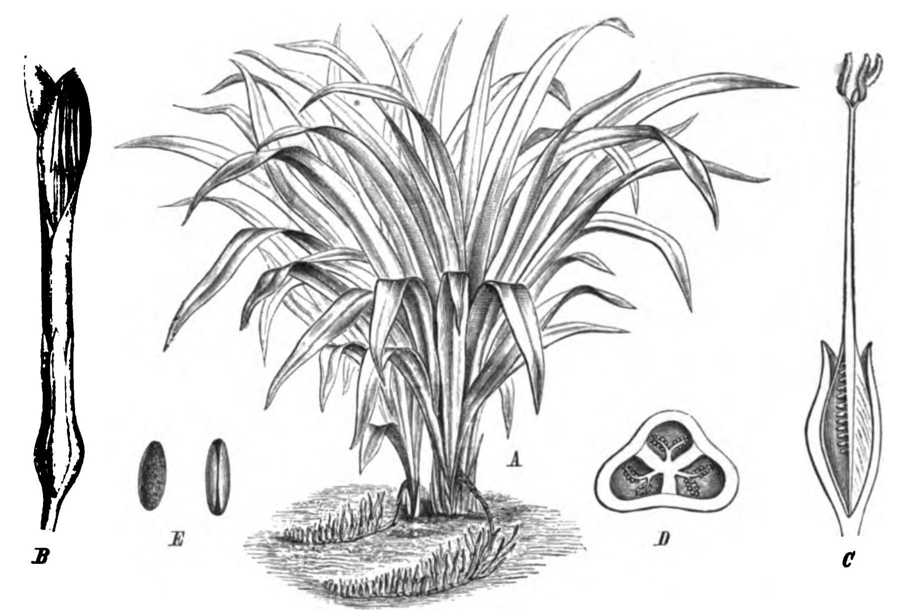


Fig. 559. Pitcairnia corallina LIND. et ANDRÉ, nach WITTMACK. A Habitus. B Die etwas zygomorphe Blüte. C Ovar im Längsschnitt. D Querschnitt. E Pollenkörner.

Die

Tillandsieae

sind wohl ebenfalls eine von *Puyeae* herzuleitende, stark an epiphytische Lebensweise angepaßte Gruppe. Als Beispiel mag *Tillandsia* gelten, von welcher zunächst zwei extreme Repräsentanten zur Illustrierung des Habitus hier abgebildet werden mögen (Fig. 560 und 561).

Von *Tillandsia usneoides* sagt SCHIMPER, Pflanzengeographie, p. 349: „Dieser merkwürdigste aller Epiphyten, welcher im tropischen und subtropischen Amerika die Bäume oft ganz umschleiert, besteht aus oft weit über meterlangen, fadendünnen Sprossen, mit schmalen, grasartigen Blättern, die nur in der ersten Jugend durch früh vertrocknende, schwache Wurzeln an der Rinde befestigt sind. Ihren Halt verdanken sie dem Umstand, daß die Basalteile der Achsen die Stammzweige umwinden. Ueber und über sind die Sprosse von Schuppenhaaren bedeckt, die in



Fig. 560.

Bau und Verrichtungen (siehe unten bei *Nidularium*) mit denjenigen anderer *Bromeliaceen* übereinstimmen. Die Verbreitung der Pflanze geschieht weniger durch Samen als vegetativ dadurch, daß abgerissene Sprosse durch den Wind oder durch Vögel, die sich derselben gerne als Material zum Nestbau bedienen, fortgetragen werden." Die Pflanze gleicht durch ihre graue Farbe und Fadenform habituell unserer *Usnea barbata* des Hochgebirges und wird in Florida vielfach als Packmaterial für Orangen benutzt.

Die Blüten der *Tillandsien* sind regelmäßig

Fig. 560. Tillandsia bulbosa. Habitus nach Schimper.

Fig. 561. 1 Tillandsia usneoides. Habitus nach Bot. Magazine. 2 Caraguata sanguinea André. Blüte und Same, nach Revue horticole. 3 Tillandsia vestita. Same nach Schimper.

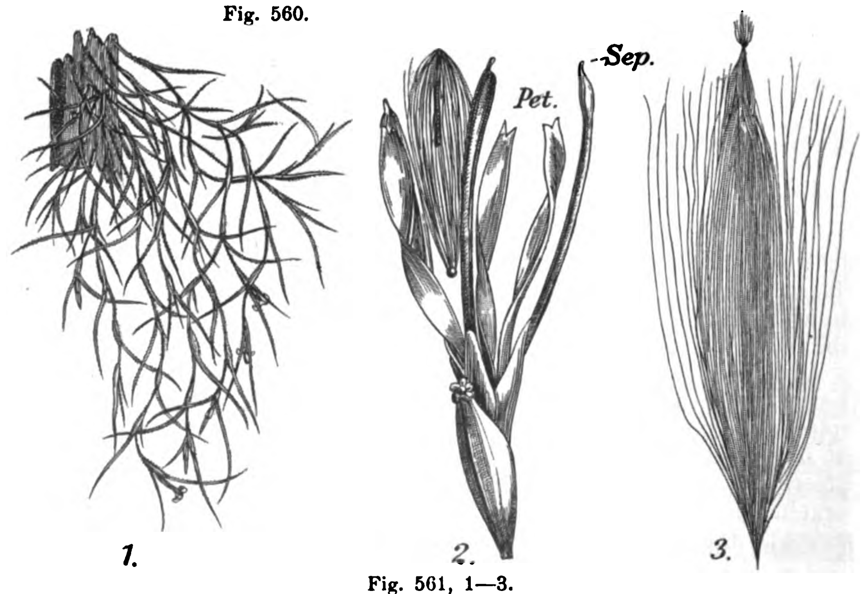


Fig. 561, 1—3.

oder fast so, vielfach sind die steifen Sepala tordiert, sowie die längeren, mehr blumenblattähnlichen, dünneren und gefärbten Petala, welche aber in entgegengesetztem Sinne tordiert sind. Sehr schön zeigen das auch Arten von *Caraguata* (Fig. 561, 2). Zur Herabsetzung des spezifischen Gewichtes kommen bei den *Tillandsieen* mancherlei Haarbildungen an den Samen vor.

Während die *Tillandsieae* durch ihre leichten Samen der Windverbreitung angepaßt sind, sind die

Bromelieae

der Tierverbreitung angepaßt. Ihre epiphytischen Vertreter, wie *Aechmea* und *Nidularium,* besitzen, ebenso wie die *Tillandsieae*, *Tillandsia* und

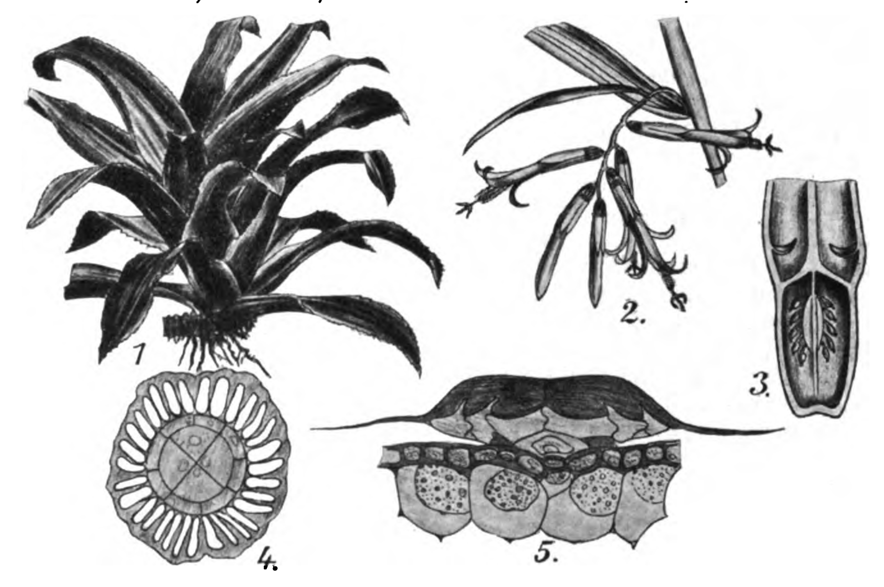


Fig. 562. 1 Nidularium Innocentii, ein Zisterneepiphyt aus Brasilien, nach SCHIMPER. 2, 3 Bilbergia Bakeri E. MÖRR. 2 Habitus der Infloreszenz nach Gartenzeitung 1885, p. 98. 3 Fruchtknoten im Längsschnitt oberhalb desselben, nahe der Basis der Blumenblätter die Schuppen, welche das Ausfließen des Honigs verhindern, nach WITTMACK. 4 Haarschuppe von Vriesea nach SCHIMPER. 5 Schuppenhaar von Tillandsia usneoides, nach SCHIMPER.

Vriesia, wie SCHIMPER sagt: „in der Mehrzahl der Fälle rosettenartige Laubsprosse, deren steife Blätter unterwärts löffelartig verbreitert sind und derart zusammenschließen, daß sie als wasserdichte Zisternen das Regenwasser aufsammeln, von welchem bei größeren Formen manchmal ein ganzes Liter sich über den unvorsichtigen Sammler ergießt; außerdem erhalten sie allerhand Detritus mineralischen, vegetabilischen und tierischen Ursprungs, der, wie das üppige Wachstum der Pflanzen zeigt, ein kräftiges Nährsubstrat darstellt. Die Laubrosetten entspringen einem knorrigen, kurzen Achsensystem, welches durch dünne und kurze, aber drahtzähe Wurzeln an dem Substrat befestigt ist."

„Die Wurzeln bestehen beinahe ausschließlich aus dickwandigen Fasern und spielen bei der Ernährung, wie experimentell nachweisbar, keine Rolle. Die Aufnahme der Nährstoffe geschieht vielmehr lediglich

durch die Blätter, und zwar durch Vermittlung schildförmiger Schuppenhaare, die namentlich an der verbreiterten, gewöhnlich unter Wasser befindlichen Basis des Blattes vorhanden sind. Bei Fehlen von Wasser an der Blattoberfläche führen diese Haarbildungen nur Luft; jeder Wassertropfen wird aber sofort von ihnen aufgesogen, ähnlich wie vom Velamen der *Orchideen*, und gelangt wie bei diesen durch die Tätigkeit plasmareicher Durchlaßstellen in das Innere des Blattes."

Dieser Typus findet sich rein bei Arten von *Vriesea*, *Aechmea* und *Nidularium*, zum Teil auch bei *Tillandsia*. Die Blüten haben den gewöhnlichen *Bromeliaceen*-Typus, aber 3 deutliche, ziemlich lange Narben (vergl. Fig. 562, 2).

Hierher auch *Ananassa sativa*, dadurch interessant, daß der köpfchenförmige, etwa an eine Artischokke erinnernde Blütenstand nach dem Fruchtansatz durchwächst, wodurch der Blattschopf oben auf der zusammengesetzten Ananasfrucht entsteht.

Von den *Bromeliaceen* ist *Tillandsia usneoides* wohl am besten untersucht, und diese Art mag deshalb, an der Hand von F. H. Billings, A study of Tillandsia usneoides, Bot. Gaz., Vol. 38, 1904, p. 99ff., näher besprochen werden.

Ihr nördlichstes Vorkommen wurde in Süd-Virginien, ihr südlichstes in Argentinien konstatiert; ihres moosartigen Habitus wegen wird sie dort „langes Moos", „schwarzes Moos" oder „spanisches Moos" genannt, außer als Packmaterial wird *Tillandsia usneoides* als Ersatz für Pferdehaare beim Polstern von Möbeln benutzt. Ihr mechanisches Gewebe bildet nämlich einen axilen Strang von Xylem und Phloem, welches von dickwandigem Parenchym eingehüllt wird. Begräbt man nun die Pflanze in der Erde, so fault die Rinde, kann dann leicht entfernt werden, und der axile Strang bleibt übrig.

Bei der

Entwickelung des Embryosackes

bildet das Archespor keine parietale Zelle, sondern der Nucellus bildet durch Teilung darüber eine Schutzschicht. Meistens wird schon nach der ersten Teilung im Archespor eine Querwand gebildet, in einem Falle aber (Fig. 563, 4) waren 4 Kerne vorhanden, ohne daß Querwände gebildet waren. Der normale Fall ist der, daß 4 Makrosporen in einer Reihe entstehen, von denen die untere zum Embryosack wird, der sich normal weiter entwickelt, nur daß der Eikern auffallend klein ist und oft an der Wand in der Nähe einer Synergide statt zwischen den beiden Gehilfinnen liegt. Bei der Befruchtung zerstört der Pollenschlauch eine Synergide; doppelte Befruchtung findet statt. Die Zygote bildet eine Wand und ruht einige Zeit. Nach der Befruchtung verlängert sich das ganze Ovulum, auch das äußere Integument, nicht aber das innere, ähnliches wurde von Hofmeister bei *Puya chilensis* beobachtet. Die Endospermbildung schreitet von der antipodalen Region nach oben hin fort, und der untere, zuerst gebildete Teil bleibt von dem Rest des Endosperms verschieden; er täuscht eine außerordentliche Entwickelung der Antipoden vor, genaues Nachsehen aber zeigt, daß die Antipoden unverändert unter diesem Endosperm liegen. Bei der Embryoentwickelung entsteht der Kotyledon vom terminalen, die Stengelspitze vom mittleren Segment des Proembryos, also wie bei *Alisma*. Das mittlere Segment bildet überdies die Wurzel, das Hypokotyl und einen Teil des Suspensors.

Kurze Zeit vor der Differenzierung der Stengelspitze in der lateralen Vertiefung wächst das Gewebe, welches dem Punkte, wo die Stengelspitze erscheinen wird, benachbart ist, ringförmig empor und umschließt beim reifen Embryo die Vegetationsspitze völlig.

Vergleichen wir den Embryo von *Tillandsia,* wie z. B. in Fig. 563, 21 abgebildet, mit der von WITTMACK in ENGLER und PRANTL gegebenen Figur vom *Guzmannia*-Embryo (Fig. 563, 22), so sehen wir, daß das Gebilde, welches BILLINGS als Kotyledon ansieht, von WITTMACK Scutellum genannt wird, während der Epiblast von WITTMACK als Kotyledon bezeichnet wird. Der Wurzelteil des Embryos degeneriert

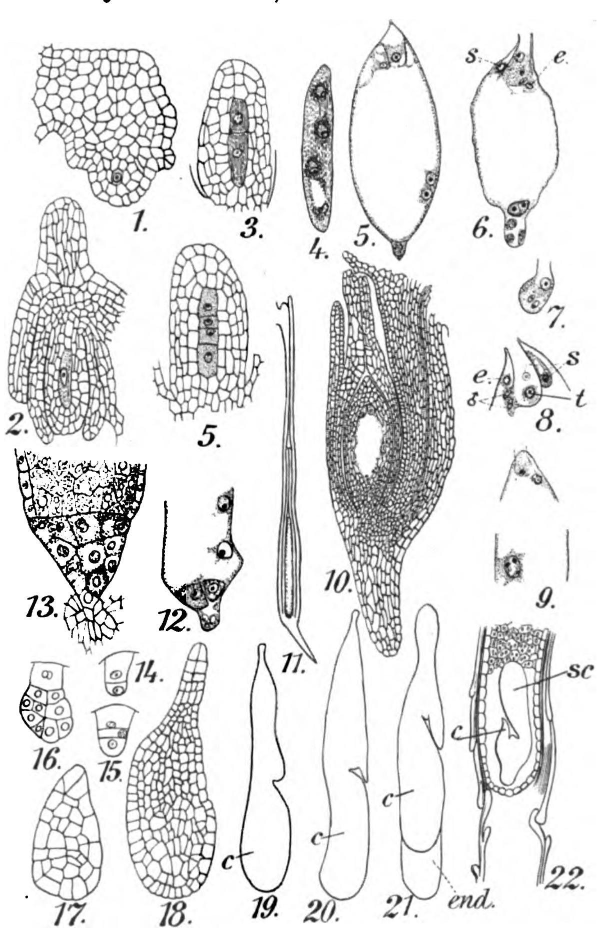


Fig. 563. **Tillandsia usneoides**, nach BILLINGS. 1—5 Entwickelung der Makrosporen. 4 Abnormer Fall, wo die Wandbildung ausblieb. 5 Reifer Embryosack. 6 Die Polkerne verschmelzen vor der Oeffnung des Pollenschlauches. s Synergide, e Ei. 7 Spitze des eben in den Embryosack eingedrungenen Pollenschlauches. 8 Laterales Oeffnen des Pollenschlauches. e Ei, t Pollenschlauchkern, s Synergide, ♂ Spermakerne. 9 Simultane doppelte Befruchtung. 10 Ovulum zur Zeit des reifen Embryosackes. 11 Verlängerung des Ovulums und des äußeren Integumentes nach der Befruchtung. 12 Erste Teilung zur Bildung des chalazalen Endosperms. 13 Chalazaler und unterer Teil des anderen Endosperms. 14—21 Entwickelung des Embryos. 22 Embryo von **Guzmannia tricolor**, nach WITTMACK. c Kotyledon, sc Scutellum nach WITTMACKs Auffassung.

schon, wenn der Embrvo erst $^3/_4$ erwachsen ist, zweifellos, weil bei der erwachsenen Pflanze die Wurzel ganz atrophiert ist.

Trotzdem stets viele Samen gebildet werden, konnte SCHIMPER nur einen gekeimten Samen finden, und Aussaat der Samen gab weder MEZ noch BILLINGS die gewünschten Keimlinge. BILLINGS fand aber bald Keimlinge in den geöffneten Kapseln und an den Zweigen der Pflanze hängend, welche alle aber klein blieben; größere Keimlinge wurden nicht gefunden, so daß wohl nur der glückliche Umstand, daß der Frühling von 1903 besonders regenreich war, die Ursache des Auffindens von Keimlingen war. Zwischen dem ersten Blatte und dem „Epiblast“ er-

scheinen nun bald zwei Organe, welche BILLINGS für die Scheide des Kotyledons hält, denn auch die Blattscheide an der erwachsenen Pflanze ist doppelt. Diese Scheide entsteht, wie man an gewöhnlichen Laubblättern sehen kann, durch Spaltung eines Primordiums, die innere Scheide ist also meines Erachtens eine Art von Ligula. Der „Epiblast" ist nach BILLINGS ein Embryonalorgan ohne Homologon bei der erwachsenen Pflanze. Die Samen sind meistens im März reif. Die Blumen entfalten sich im Mai und Juni. Die Blüte bietet nichts Besonderes, sie hat einen Kelch und 3 grüne Petala; trotzdem sie terminal zu stehen scheint, konnte BILLINGS entwickelungsgeschichtlich nachweisen, daß MEZ sie mit Recht als eine reduzierte Infloreszenz betrachtet. Das Xylem und Phloem ist in den Gefäßbündeln reduziert in Verbindung mit dem Fehlen von Wurzeln und dem Umstande, daß Wasser überall von den Haaren aufgenommen wird. Diese Schuppenhaare bedecken alle lebenden Teile der Pflanze mit Ausnahme der Corolla, der Stamina, des Fruchtknotens und eines Teiles des Kelches.

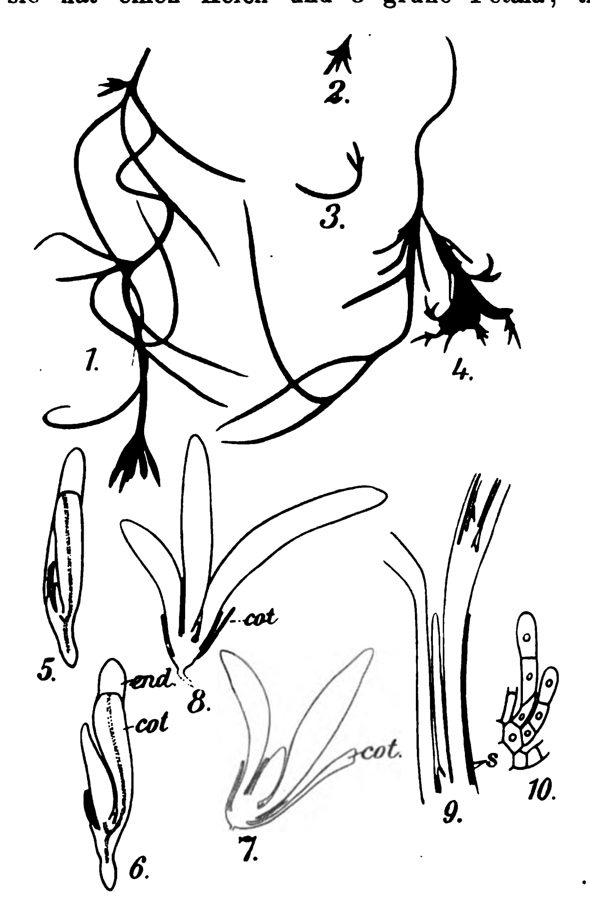


Fig. 564. Tillandsia usneoides, nach BILLINGS. 1—4 Sämlinge. 2—3 Isoliert, links oben in Fig. 1 ein Sämling am Stengel, in Fig. 4 Sämlinge an der geöffneten Kapsel. 5—8 Sämlinge im Längsschnitt. cot Kotyledon, end Endosperm. 9 Längsschnitt durch die Wachstumszonen einer erwachsenen Pflanze. s Die doppelte Scheide. 10 Sehr junge Scheide.

Jede Schuppe entsteht aus einer einzigen epidermalen Zelle; die Entwickelung mag aus Fig. 565 hervorgehen. Sie bedecken das pfriemenförmige Blatt völlig (Fig. 565, 17). Die kleinen Chromatophoren können sich zu großen Gebilden zusammenballen, welche BILLINGS Megachloroplasten nennt. Für Details der Wasseraufnahme sehe man MEZ, Physiol. Bromeliaceenstudien, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 40, 1904, p. 157—229 nach, der im Gegensatz zu SCHIMPER nachweist, daß die leeren Schuppenhaarzellen nie Luft enthalten, sondern in trockenem Zustande kollabiert sind. Der verdickte Teil der Schuppe schwillt bei Benetzungen, wird dadurch gehoben und zieht die kollabierten Zellen aus, so daß das Lumen wieder erscheint. Das außerhalb der Schuppe kapillar fest-

gehaltene Wasser dringt dann durch weitere Stellen in den Zellwänden in das teilweise luftleere Lumen ein und von den so entstandenen Wasserreservoiren durch die Stielzellen, welche MEZ Aufnahmezellen nennt, durch Osmose in das Mesophyll. Die Stomatazellen sind stark verdickt und haben ihre Funktion verloren, nie wurden geöffnete Stomata gesehen.

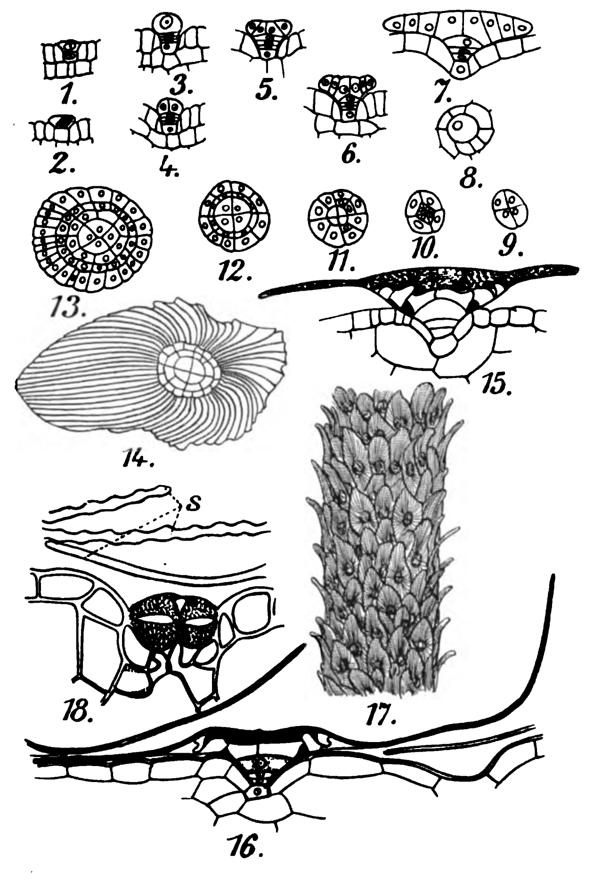


Fig. 565. Schuppenhaare von Tillandsia usneoides, nach BILLINGS. 1—7 Längsschnitte verschiedener Entwickelungsstadien eines Schuppenhaares. 8—13 Entwickelungsstadien eines Schuppenhaares, von oben gesehen. 14 Erwachsenes Schuppenhaar von oben. 15 Längsschnitt eines Schuppenhaares nach mehrstündiger Imprägnation mit Wasser, der Flügel bedeutend über die Blattfläche erhoben. 16 Längsschnitt eines trockenen Schuppenhaares, welches der Epidermis dicht anliegt. 17 Oberfläche eines Blattes, die Anordnung der Schuppenhaare zeigend. 18 Längsschnitt einer Spaltöffnung. s Schuppenhaare quer durchschnitten.

Die

Dioscoreaceae

sind wohl am besten von *Smilaceen* herzuleiten. So wie bei diesen, kommen Beeren als Früchte vor, aber nicht ausschließlich wie bei den *Smilaceen*, oft finden sich geflügelte Kapseln. Es sind Pflanzen mit windenden oder niederliegenden Stengeln, deren Bündel noch wie bei den Dikotylen im Kreis stehen, nur daß die einzelnen Bündel ungleich weit keilförmig gegen das Mark einspringen; jedoch findet das Dickenwachstum, welches bei vielen *Dioscoreaceen* mit knollenförmigen Stämmen vorkommt, wie es scheint, durch ein außerhalb des Gefäßbündelringes vorhandenes Kambium statt, dessen erste Entstehung aber noch nicht bekannt ist. Knollenbildung ist bei den *Dioscoreaceen* häufig. Nach den derzeitigen Kenntnissen, sagt DE BARY, kann man bei den *Dioscoreen* drei verschiedene Arten von Knollenbildung unterscheiden: 1) knollig angeschwollene Wurzeln (*Dioscorea Batatas*), 2) schuppig beblätterte, aus vielen Internodien aufgebaute Rhizome (*Dioscorea villosa*), 3) blattlose Knollen, hervorgegangen aus der Anschwellung des ersten epikotylen Internodiums

der Keimpflanze (*Tamus communis, Testudinaria,* manche *Dioscorea*-Arten); nur die Knollen der dritten Kategorie zeigen Dickenwachstum. Bei *Dioscorea prehensilis* (SCOTT., Ann. of Bot., XI, p. 327) sind die Knollen durch ein Geflecht von Dornwurzeln umgeben und geschützt, Dornwurzeln von derselben Art, wie sie schon lange bei der Palme *Ireartea ferox* bekannt sind. In die „derzeitigen Kenntnisse" ist zurzeit nur wenig Veränderung gekommen, zwar wissen wir jetzt, daß bei den Knollen der dritten Kategorie auch ein Teil des Hypokotyls mit einbezogen werden kann, aber es bleiben die 3 Kategorien mit Recht bestehen, und GOEBEL schließt denn auch (Flora, Ergänzungsband, 1905): „Die *Dioscoreen*-Knollen entstehen teils als Anschwellungen von Sproßachsen, teils als solche von Wurzeln." Sie dienen als Reservebehälter und als Wurzelträger. Auch die in den Achseln der Blätter, also oft hoch überm Boden entstehenden Knollen sind nichts als Anschwellungen von supernumerären Achselsprossen, welche dann zu mehreren in die Bildung einer Knolle einbezogen werden; weshalb man aber die *Dioscoreen*-Knolle als ein Mittelding zwischen einem Stengel und einer Wurzel betrachten soll, ist mir auch nach der Lektüre der GOEBELschen Arbeit nicht klar geworden.

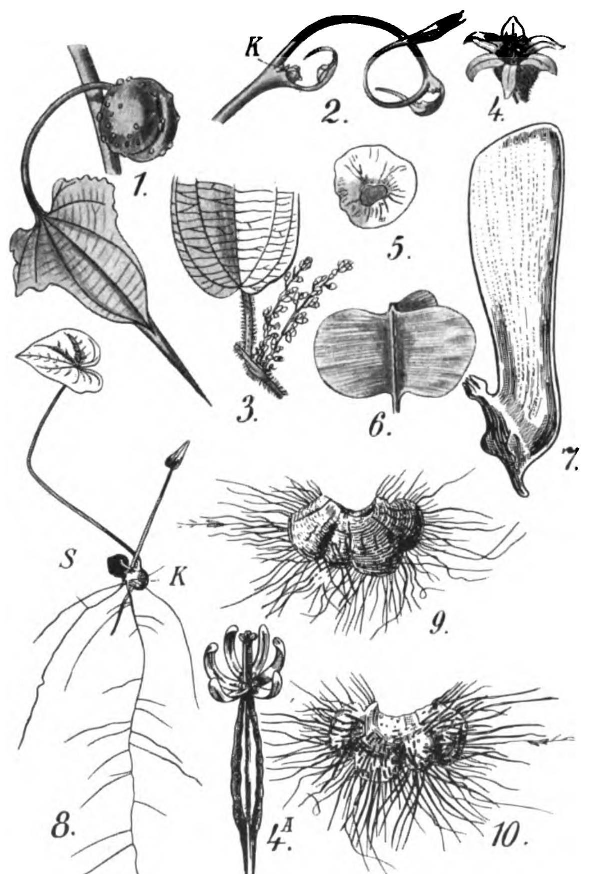


Fig. 566. 1—6 nach WETTSTEIN. 1—4 Dioscorea spec. 1 Sproßstück mit Knollenbildung. 2 Idem, jüngeres Stadium. K Knolle. 3 ♂ Infloreszenz und Blatt. 4 ♂ Blüte. 4 A ♀ Blüte. 5 Same von Dioscorea dodecaneura. 6 Frucht dieser Art. 7 Frucht von Rajania hastata, nach BAILLON. 8—10 Dioscorea sinuata, nach GOEBEL. 8 Keimpflanze. K Knöllchen; S Same, in welchem der Kotyledon steckt. 9, 10 Von der Sproßachse abgetrenntes Knollenstück. 9 von oben, 10 von unten. Die Wurzeln entstehen auf der Unterseite, die jüngsten dem Rande zunächst.

Bei *Dioscoreen*-Knollen, welche teilweise oder ganz über den Boden hervorragen, tritt Borkenbildung auf, infolge Bildung von Phelloderm, welche Borkenbildung bekanntlich bei *Testudinaria* ihren Höhenpunkt erreicht.

Die *Dioscoreaceae* können in folgender Weise in 2 Gruppen zerlegt werden:

A. Blüten eingeschlechtlich. Ovula in jedem Fache 2 *Dioscoreae*.
B. Blüten hermaphrodit. Ovula in jedem Fache 2 — ∞ *Stenomerideae*.

Mit Ausnahme einiger *Dioscorea*-Arten, welche diklin-monöcisch sind, sind die *Dioscoreen* diklin-diöcisch.

Sowohl die ♂, wie die ♀ Infloreszenzen sind ährig oder traubig, verkürzt oder verlängert und einzeln oder paarweise in den Achseln

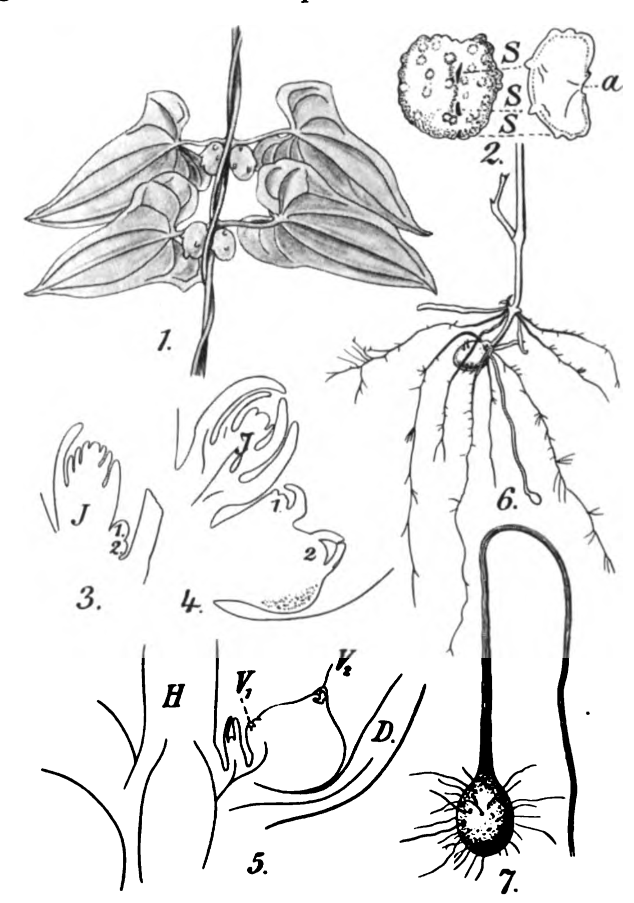


Fig. 567. Dioscorea, nach GOEBEL. 1 Sproßstück von D. japonica mit 4 Luftknöllchen; die Höcker auf ihrer Oberfläche sind Wurzelanlagen. 2 Luftknöllchen von D. macroura. a Anheftungsstelle, S drei Knospen. 3, 4 Luftknöllchenbildung von D. Batatas im Längsschnitt. J Spross, welcher an der Knöllchenbildung keinen Anteil nimmt. 1, 2 Deckblattlose Seitensprosse von J, 3 jünger, 4 älter. Punktiert die meristematische Zone, die später bedeutend an Volumen zunimmt. 5 Längsschnitt durch einen Sproß von D. japonica. H Sproßachse, D Blatt, in dessen Achsel sich ein Luftknöllchen mit 2 Vegetationspunkten V_1 und V_2 gebildet hat. 6 D. eburnea, aus einer Knolle entstandene Pflanze. An der Knolle hat sich neben gewöhnlichen Wurzeln auch eine gebildet, deren Spitze zu einer Knolle angewachsen ist. 7 Ende einer 2 m langen Wurzel, deren Spitze zu einer Knolle angeschwollen ist.

der Laubblätter gestellt. In den Achseln der Deckblätter der ♀ Infloreszenzen steht nur eine Blüte, in denen der ♂ zwei- bis mehrblütige, büschelige Wickel. Die ♀ Infloreszenzen können auf 1—2 Blüten reduziert sein.

Die Blüten sind aktinomorph, mit einem meist unscheinbaren, aus zwei dreigliederigen Wirteln bestehenden Perianth, die Zahl der Stamina beträgt 6 oder 3 durch Reduktion des inneren Wirtels; der Fruchtknoten ist unterständig, 3- oder 1-fächerig und entwickelt sich zu einer bei der Reife oft roten Beere (*Tamus*) oder zu einer dreikantigen oder 3-flügeligen Kapsel (*Epipetrum, Borderea*) oder, indem sich nur ein Fach des Fruchtknotens entwickelt, zu einer einer Flügelfrucht ähnlichen Kapsel (*Rajania*).

Die *Dioscoreae* sind am besten in den tropischen und subtropischen Gebieten von Südamerika und Westindien entwickelt. *Rajania* kommt sogar nur in Westindien vor. *Dioscorea* (mit 200 Arten) kommt aber sowohl in Nordamerika wie in Asien bis Japan vor. *Testudinaria* ist auf das Kapland beschränkt. *Epipetrum* ist chilenisch. *Borderea pyrenaica,* die einzige Art dieser mit *Dioscorea* nahe verwandten Gattung, ist in den Hochpyrenäen endemisch, und *Tamus* hat eine Art in Mittel- und Südeuropa, sowie im ganzen Mittelmeergebiet, eine zweite ist endemisch auf den kanarischen Inseln. Der scheinbar dikotyle Embryo von *Tamus* und *Dioscorea* ist, wie Solms (Bot. Ztg., 1878) nachwies, monokotyl, wenn wenigstens nicht das erste Laubblatt als Kotyledon zu deuten ist, wofür der Umstand sprechen würde, daß es dem Kotyledon gegenübersteht.

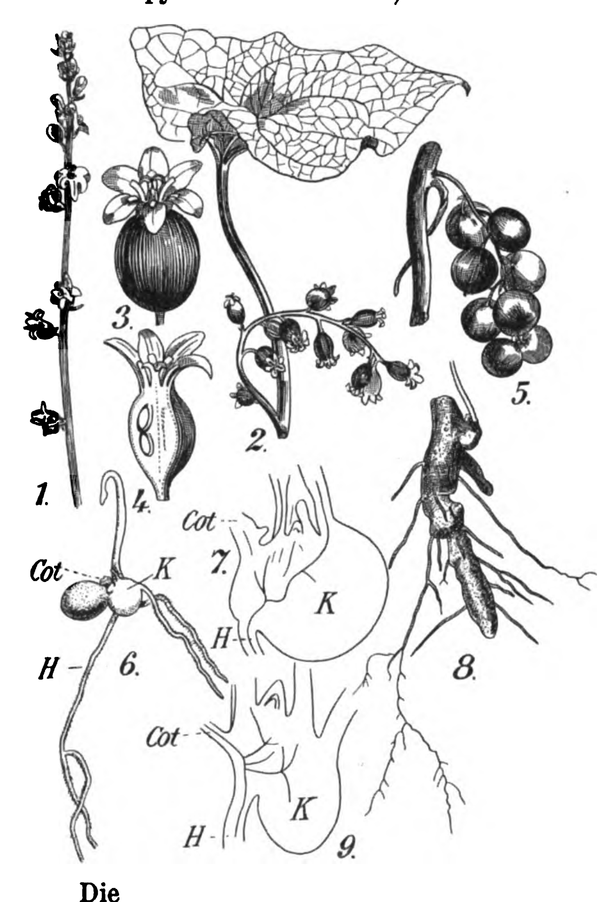


Fig. 568. **Tamus communis.** 1—5 nach Baillon. 6—8 nach Goebel. 9 **Dioscorea sinuata**, nach Goebel. 1 ♂ Infloreszenz. 2 ♀ Infloreszenz mit dem Blatte, in dessen Achsel sie steht. 3 ♀ Blüte. 4 Solche halbiert. 5 Fruchtstand. 6 Keimpflanze. Cot Basis des im Samen als Saugorgan steckenden Kotyledons, K Knöllchen, H erste Wurzel. 7 Längsschnitt durch eine Keimpflanze. 8 Aeltere Knolle. 9 Längsschnitt durch eine Keimpflanze von **Dioscorea sinuata.**

Die

Taccaceae

haben im System sehr verschiedene Plätze eingenommen. Bei de Jussieu steht *Tacca* unter den „den *Narcissen* nicht ganz verwandten" Gattungen. R. Brown weist ihnen eine Mittelstellung zwischen *Araceen* und *Aristolochiaceen* an. Reichenbach rechnet sie zu den *Aroideen* (zu welchen er auch *Nepenthes* und *Sarracenia* zählt). Beccari sagt: „Die *Aristolochiaceen* dürfen in keiner Weise von den *Dioscoreaceen* und *Taccaceen* getrennt werden; diese zusammen mit den *Thismieen* vervollständigen den Ring, der sie mit den *Rafflesiaceen* verbindet. Masters hält die Beziehungen zu den *Aristolochiaceen, Santalaceen* und *Aroideen* aufrecht. Nach Agardh sind die *Taccaceen* den *Aristolochiaceen, Dioscoreaceen, Bromeliaceen* und *Roxburghiaceen* mehr oder minder verwandt, und selbst Hance ist

noch der Ansicht, daß die *Taccaceen* in die Nähe der *Aristolochiaceen* gehören.

Alle diese Autoren weisen also den *Taccaceen* eine Mittelstellung zwischen Mono- und Dikotylen an.

Hingegen stellt BASKERVILLE sie zwischen *Araceen* und *Pandanaceen*, MARTIUS zwischen *Dioscoreaceen* und *Hypoxideen*. BROGNIART stellt sie zwischen *Astelieen* und *Dioscoreen*, MIQUEL den *Iridaceen* nahe.

HOOKER stellt *Tacca* zu den *Burmanniaceen*, welche er zwischen *Amaryllidaceen* und *Dioscoreaceen* einreiht. CLARKE rechnet sie zu den *Orchideen*, und BAILLON betrachtet sie als *Orchideen* mit aktinomorphen Blüten. TREUB und JOHOW stellen sie in die Nähe der *Burmanniaceae*, PAX hinter die *Vellosiaceen*, wo auch LIMPRICHT sie hinstellen will. Zwar erinnert die Blattform der *T. pinnatifida*, wie er sagt, an einzelne *Araceen*, aber sonst weichen sie von diesen ganz ab. Hingegen betont er die offenbaren Beziehungen zu den *Burmanniaceen*. Beide sind epigyn, haben Fruchtknoten mit 3 parietalen Placenten mit zahlreichen, kleinen, anatropen, bitegminären Samenknospen und knorpeligem Endosperm. Bei beiden Familien ist die Infloreszenz ein Doppelwickel. Die bei den *Burmanniaceen* auftretende Kapsel kehrt unter den *Taccaceen* bei *Schizocapsa* wieder.

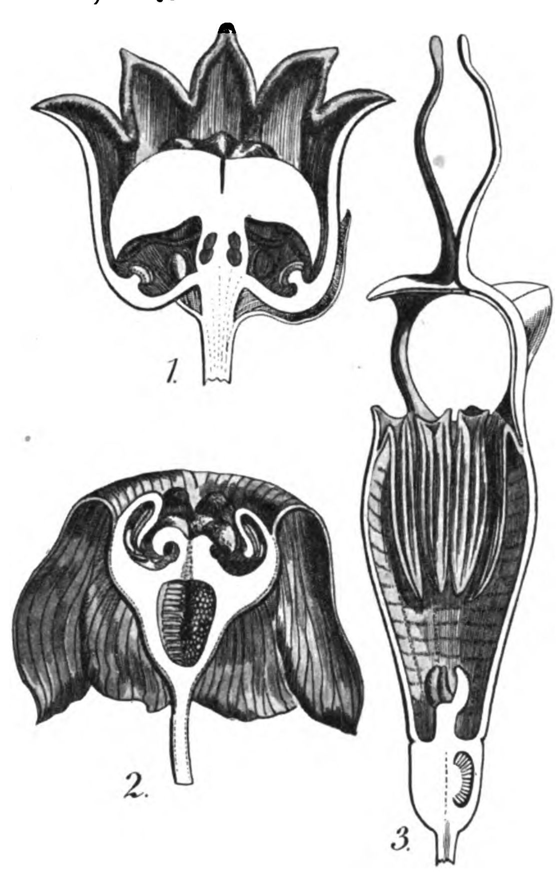


Fig. 569. Aspidistra-Tacca-Thismia, nach BAILLON. 1 Aspidistra elatior, Blüte halbiert. 2 Tacca cristata, Blüte halbiert. 3 Thismia. (Geomitra clavigera), Blüte halbiert.

Er schließt mit dem Ausspruch: Die *Taccaceen* bilden eine Brücke von den *Amaryllidaceen* (*Vellosiaceen*) über die *Dioscoraceen* zu den *Burmanniaceen*.

Mir scheint der Ursprung der *Taccaceen* weiter zurückzuliegen und unter den *Asparagaceen* zu suchen bei der Gattung *Aspidistra*. Die Blüte der *Tacca cristata* erhält man sozusagen sofort, wenn man das Perianth der *Aspidistra elatior* zurückschlägt und sich den Fruchtknoten unterständig denkt; während andererseits, abgesehen von den Appendices des Perianths, die Blüte von *Thismia* offenbar ebenfalls Beziehungen zu der von *Tacca* zeigt. *Taccaceen* und *Burmanniaceen*

wurzeln also meiner Anschauung nach gemeinsam in den *Asparagaceen* bei *Aspidistra.*

WETTSTEIN charakterisiert die *Taccaceen* folgendermaßen: „krautige Pflanzen mit unterirdischen Knollen, mit großen, oft geteilten Blättern und blattlosen Blütenschäften. Infloreszenz doppelwickelartig, mit zahlreichen fadenförmigen Vorblättern. Blüten mit zweiwirteligem korollinischem, aktinomorphem Perianth. Fruchtknoten unterständig, 3-blätterig, einfächerig mit parietalen Placenten. Narbe groß, schirmförmig, gelappt. Kapseln oder Beeren."

Direkt auffallend sind die langen fadenförmigen Vorblätter in der Infloreszenz (Fig. 570, 4); daß sie in der Tat Blattorgane und nicht, wie man wohl gemeint hat, sterile Blütenstiele sind, folgt auch, wie LIMPRICHT nachwies, aus ihrer anatomischen Struktur, welche wie die des Blattstieles bilateral ist und nicht mehrere Kreise von Gefäßbündeln enthält wie die Blütenstiele.

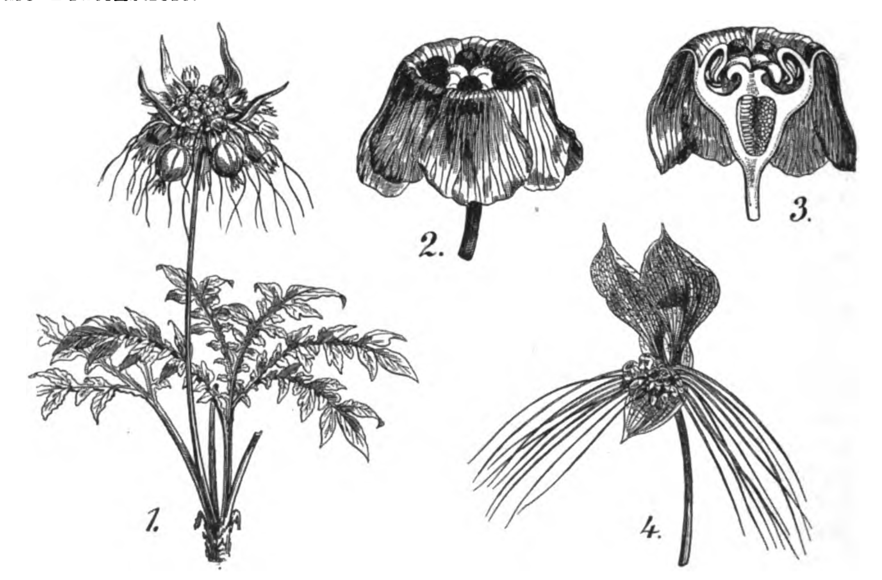


Fig. 570. Tacca, nach BAILLON. 1 Tacca leontopetaloides, Habitus. 2—4 Tacca cristata. 2 Blüte. 3 Selbige halbiert. 4 Infloreszenz.

Die Infloreszenz ist nicht, wie WETTSTEIN angibt, eine Dolde, sondern, wie EICHLER zuerst nachwies und LIMPRICHT bestätigte, ein Doppelwickel.

Zu den *Taccaceen* gehören zwei Gattungen: *Tacca* mit Beerenfrüchten und *Schizocapsa* mit Kapselfrüchten, während *Tacca* in folgender Weise in zwei Sektionen zerlegt werden kann:

I. Blätter ungeteilt, Involukralblätter 4. Sympodialglieder einblätterig, Blüten groß. Samen nierenförmig *Ataccia.*
Hierher: *T. cristata, T. integrifolia, T. Parkeri, T. lanceolata, T. macrantha, T. laevis, T. lancaefolia.*

II. Blätter geteilt. Involukralblätter 2—12. Sympodialglieder vielblätterig. Blüten klein, etwa 1 cm lang. Samen ovoid *Eutacca.*
Hierher die übrigen Arten.

Zu *Schizocapsa* gehört bloß *S. plantaginea* aus Südchina.

Die *Tacca*-Arten kommen über die gesamten Tropen verbreitet vor, das Areal setzt sich aber aus 3 gesonderten Gebieten, dem indisch-malayisch-polynesischen, dem afrikanisch-madagassischen und dem tropisch-amerikanischen, zusammen.

Tacca ist oft Selbstbefruchter und setzt wohl infolgedessen in Gewächshäusern reichlich Samen an, so reichlich gar, daß man auf Parthenogenese Verdacht haben könnte.

Burmanniaceen.

Die Familie wurde 1825 von Sprengel gegründet, der aber *Sonerila* (*Melastomaceae*) auch darin aufnahm, wodurch die Gruppe sehr unnatürlich wurde, so daß der eigentliche Autor der Familie Blume (1830) ist. Früher wurde *Burmannia*, damals die einzige bekannte Gattung der Familie, unter die *Liliaceen*, *Iridaceen*, *Bromeliaceen* oder gar *Hydrocharitaceen* untergebracht. Schon 1845 hatte Griffith *Thismia* als eine zwischen *Taccaceen* und *Burmanniaceen* gehörige Gattung beschrieben und Miers die *Thismieen* 1847 zu den *Burmanniaceen* gestellt.

Die Familie läßt sich in folgender Weise einteilen, wobei wieder sofort auffält, daß die *Thismieae* mit ihren nach innen gebogenen Staubfäden und ihrem verbreiterten Konnektiv den *Taccaceen* am nächsten stehen:

A. Stamina 6, nach innen gebogen. Perianth meist aktinomorph. Antheren mit verbreitertem Konnektiv *Thismieae.*
Hierher: *Thismia* und *Bagnisia.*

B. Stamina 3, mit aufrechten Antheren, Blüte aktinomorph *Euburmannieae.*
Hierher: *Gymnosiphon, Dictyostegia, Apteria, Burmannia, Campylosiphon* und vielleicht *Geosiris* Baill., von Baillon als *Iridacee* beschrieben.

C. Stamina 6. Perianth zygomorph, sein hinterer Abschnitt viel breiter als die übrigen *Corsieae.*
Hierher die hermaphrodite *Corsia ornata* (Neu-Guinea) und die eingeschlechtliche *Arachnites uniflora* (Chile).

Als Beispiel der *Thismieae* mag

Thismia javanica J. J. Smith

genommen werden, welche jetzt durch die Untersuchungen Bernards und Ernsts, Ann. d. Jardin Bot. de Buitenzorg, wohl die bestbekannte Art ist. Die Pflanze ist bis jetzt nur von einem Standorte in der Umgebung Buitenzorgs, im Kampong Tjibeureum auf der Pflanzung Tjideroek, bekannt. Wie alle *Thismien,* ist sie ein Saprophyt; sie wächst dort am Fuße von *Lansium domesticum,* einem Duku-Baume, im Humus, und nur die Blütensprosse ragen über den Boden hervor. Die unterirdischen Organe sind sehr eigentümlich. Im humusreichen Boden findet man in geringer Tiefe eine große Anzahl weißer oder schwach bräunlich gefärbter Stränge von etwa 1 mm Durchmesser, welche oft zu unentwirrbaren Knäueln verfilzt sind; dies sind die Wurzeln. Einige wenige zeigen horizontalen Verlauf, sind gewöhnlich etwas dicker als die anderen und von dunklerer Färbung; auf ihnen entstehen in großer Anzahl Adventivsprosse. Man ist zuerst geneigt, diese horizontal verlaufenden

Organe als Rhizome zu betrachten; die aufmerksame Betrachtung zeigt aber bald, daß ihnen Blattschuppen völlig fehlen, und die Anatomie sowie das Vorhandensein einer Wurzelhaube zeigen deutlich, daß wir bloß Wurzeln vor uns haben.

Rhizome fehlen also unserer Pflanze, und es sind die Adventivsprossen der Wurzeln, welche zu oberirdischen Sprossen auswachsen. Diese Wurzelknospen entstehen auf jeder horizontal verlaufenden Wurzel in größerer Anzahl, die ältesten sind am weitesten von der Wurzelspitze entfernt. Der Bildung einer Sproßanlage vorangehend, erscheint an der betreffenden Wurzelstelle zuerst eine Gruppe kleiner Wurzeln, welche sich sehr rasch verlängern, sie sind weder positiv geotropisch, noch diageotropisch, sondern mit ihren Spitzen häufig fast senkrecht aufwärts gerichtet.

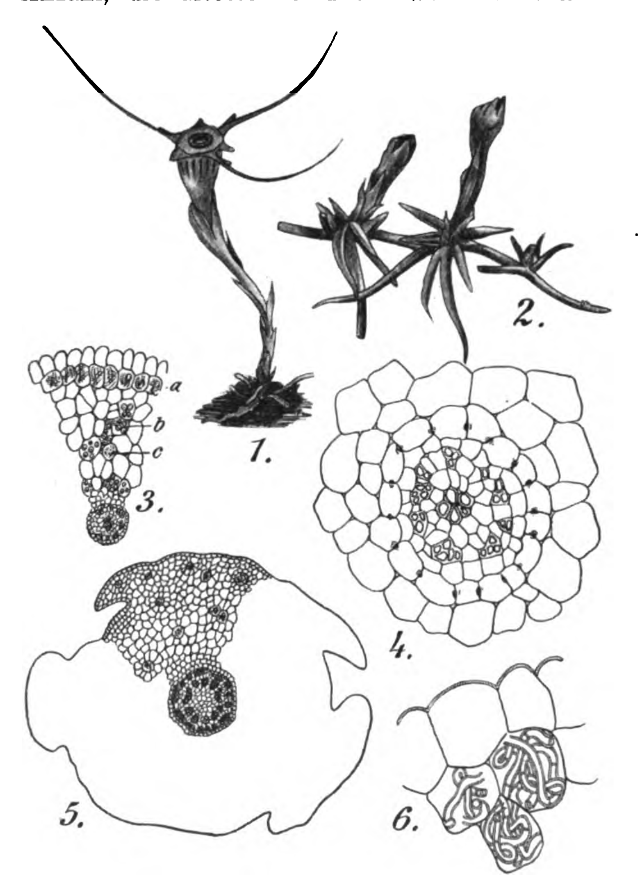


Fig. 571. Thismia javanica J. J. S., nach BERNARD. 1 Habitus. 2 Wurzel mit Adventivsprossen. 3 Wurzelquerschnitt, halbschematisch. a Pilzhaltige Zellen der subepidermalen Zellschicht, b stärkehaltige Rindenschicht, c Zellen mit Calciumoxalat. 4 Zentralzylinder einer jungen Wurzel, Endodermiszellen mit CASPARIschen Punkten. 5 Halbschematische Darstellung eines Stengelquerschnittes. Blattbasen und Rinde mit oxalathaltigen Zellen. 6 Subepidermale Zellen der Wurzelrinde mit Pilzhyphen.

Zusammen bilden sie einen die junge Achse rings umgebenden Büschel. Die oberirdische Achse selbst ist schon auf sehr frühen Stadien zwischen den jungen Wurzeln sichtbar und trägt bereits eine endständige Blütenknospe. Während der junge Sproß sich verlängert und sehr bald aus dem Boden hervorbricht, wachsen auch die sie zuerst umhüllenden Wurzeln im Boden weiter und zwar einzelne von ihnen wieder in horizontaler Richtung. Sind diese später genügend erstarkt, so gehen sie ebenfalls zur Sproßbildung über. Der Epidermis der Wurzeln fehlen die Wurzelhaare, hingegen findet man zahlreiche Zellen der Wurzelrinde mit Pilzhyphen erfüllt.

Die blühenden Sprosse sind aufrecht, weiß, 1,4—2,5 cm lang und tragen 6—8 angedrückte, dreieckige, herablaufende Schuppenblätter. Die

Anatomie des Stengels ist sehr eigentümlich für eine Monokotyle, indem die Gefäßbündel, deren Xylem- und Phloemteile durch eine meistens nur eine Zelle dicke Schicht getrennt sind, in einem Kreise stehen. Eine Endodermis ist im Stengel ebenso deutlich wie in der Wurzel vorhanden.

Die Stengel sind meistens zwei-, selten dreiblütig. Brakteen 3, genähert, die zweite Blüte mit einer vierten Braktee am Grunde.

Die Blütenröhre ist verkehrt eirund-kreiselförmig, etwas unterhalb der Spitze in der Mitte mit einer schwachen Einschnürung, am Grunde zusammengezogen mit 12 Längsfurchen, weiß, mit orangen Längsstreifchen; innen mit 12 von zahlreichen unregelmäßig und klein gekerbten Querplättchen netzförmig verbundenen Längsleisten, etwa unterhalb des Saumes mit einem fast horizontalen, eine ziemlich kleine 6-winkelige Oeffnung freilassenden Ring. Kelchzähne 3, abstehend dreieckig. Korollenzähne 3, abstehend

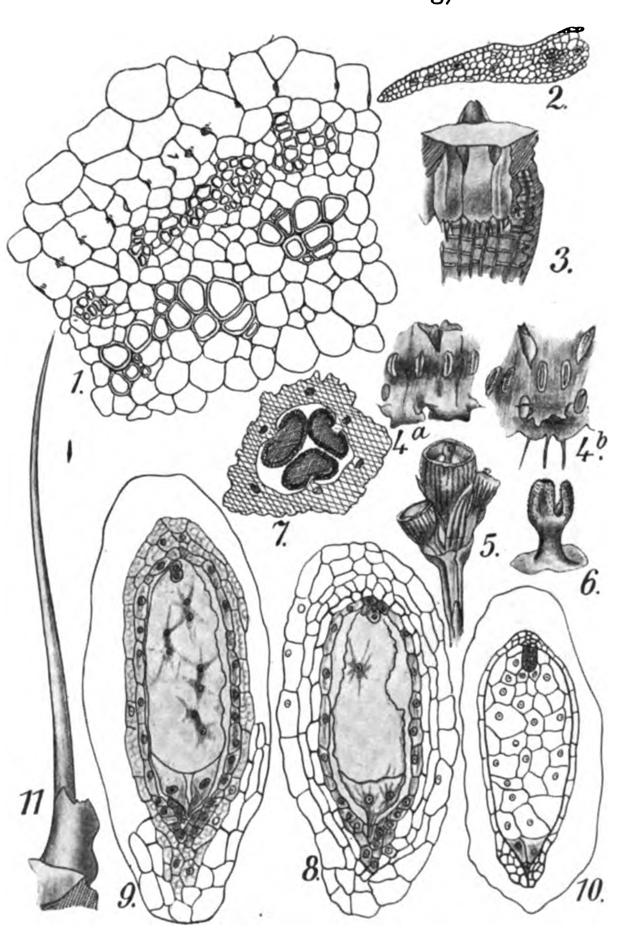


Fig. 572. **Thismia javanica**, nach ERNST und BERNARD. 1 Zentralzylinder des Stengels. 2 Querschnitt durch die Blattspitze. 3 Teilstück der Blüte, von der Innenseite gesehen. 4a und 4b Zwei Staubblätter, von der der Blütenröhre zugekehrten Seite gesehen. 5 Früchte. 6 Griffel. 7 Querschnitt des Fruchtknotens mit den multiovulaten 3 Placenten. 8 Embryosack mit Endospermkern. 9, 10 Ausbildung des Endosperms und Embryos. 11 Petalum.

länglich, an der Spitze abgestutzt, außen mit einer starken, unterhalb der Spitze in ein pfriemlich-fadenförmiges, orangefarbiges, bis 1,35 cm langes Anhängsel auslaufenden Längsverdickung. Stamina 6, länglich, zu einer abwärts gebogenen, weiten, fleischigen, innen mit 6 Längsfurchen versehenen, langen Röhre zusammengeklebt, nie verwachsen, vielfach sich nicht einmal berührend. Die Kronröhre enthält doppelt so viele Leitbündel wie die Staubblattröhre. Konnektive stark verbreitert und ins Innere der Blüte vorragend. Antherenfächer etwas unterhalb der Mitte der Staubblattröhre, auf der der Blütenröhre zugewandten Seite. Fruchtknoten kreiselförmig, einfächerig, mit 3 vertikalen,

nahezu ringsum mit ∞ Ovulis besetzten Placenten. Griffel sehr kurz, mit 3 aufrechten kurzen Narben.

Die Entwickelung des Embryosackes ist normal, nur teilt sich der sekundäre Embryosackkern in 2 Tochterkerne, von denen der untere zwei über den Antipoden liegende, wohl als eine Art Haustorium fungierende Zellen bildet, den Basalapparat BERNARDS; der Rest des Endosperms geht aus dem anderen Tochterkerne des sekundären Endospermnucleus hervor. Der sekundäre Endospermkern geht aus der Verschmelzung der beiden Polkerne hervor, ein Spermakern wurde nie beobachtet, ebensowenig ein Pollenschlauch, und es ist wahrscheinlich, daß *Thismia* parthenogenetisch oder apogam ist.

Als Beispiel der

Burmannieae

mag *Burmannia* gelten. Die Arten dieser Gattung sind aufrechte, einfache Kräuter, teils mit grünem Stengel und lineal-lanzettlichen, mehr oder weniger am untereren Teil des Stengels zusammengedrängten, grünen Blättern, teils farblose, rötliche oder gelbliche

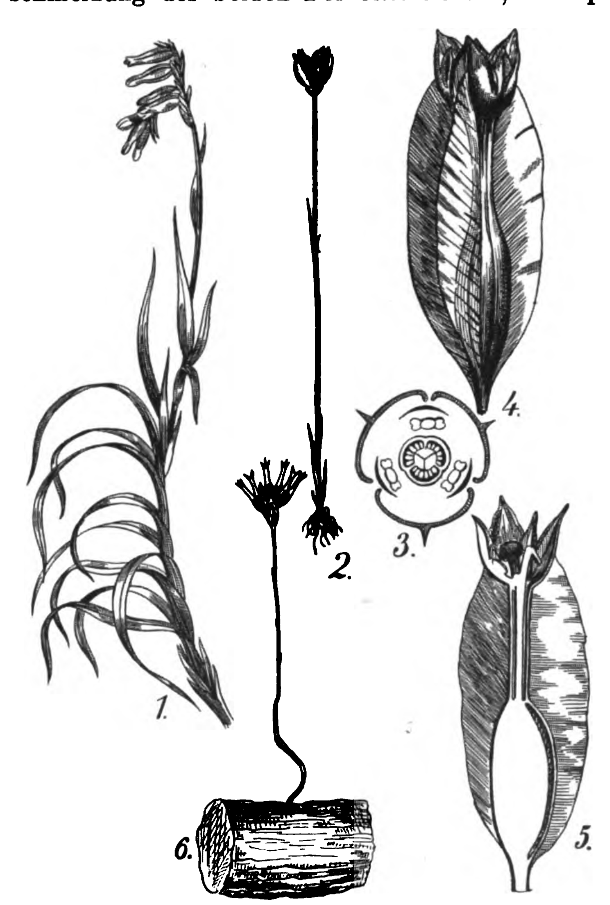


Fig. 573. 1 Burmannia longifolia BECC., Habitus nach BECCARI. 2—5 Burmannia bicolor, nach BAILLON. 2 Habitus. 3 Blütendiagramm. 4 Blüte. 5 Selbige im Längsschnitt. 6 Gymnosiphon trinitatis JOHOW, auf einem in Verwesung begriffenen Holzstück erwachsen.

Saprophyten mit Schuppenblättern. Die Blüten sind blau, weiß oder gelb, einzeln an der Spitze des Stengels oder mehrere an den beiden Zweigen eines Doppelwickels. Man kennt etwa 20 Arten in den Tropenländern der alten und der neuen Welt, in Nordamerika auch außerhalb der Wendekreise.

Die Röhre der Blütenhülle ist 3-kantig oder noch öfter 3-flügelig. Kelchblätter 3, Kronenblätter 3, Stamina 3, Fruchtknoten 3-fächerig, Griffel mit 3 kurzen Narben. Die Kapsel ist von der bleibenden und welkenden Blütenhülle gekrönt, mehr oder weniger 3-flügelig, zwischen den Flügeln aufbrechend. Auch bei *Burmannia* zeigen die Gefäßbündel

im Stengel die für eine Monokotyle sonderbare Anordnung im Kreise. Darüber sagt JOHOW (Jahrb. f. wiss. Bot., XVI, p. 435):

„Bei den *Burmanniaceen* (Fig. 574, 6) legen sich sämtliche, in großer Anzahl vorhandene Stränge der Innenseite des sklerotischen Ringes an und sind demselben teilweise eingebettet. Bei obigen anatomischen Angaben ist zu bemerken, daß die *Burmannia capitata* MART. in dieser ersten Arbeit JOHOWS, wie er selber angibt (1889), falsch

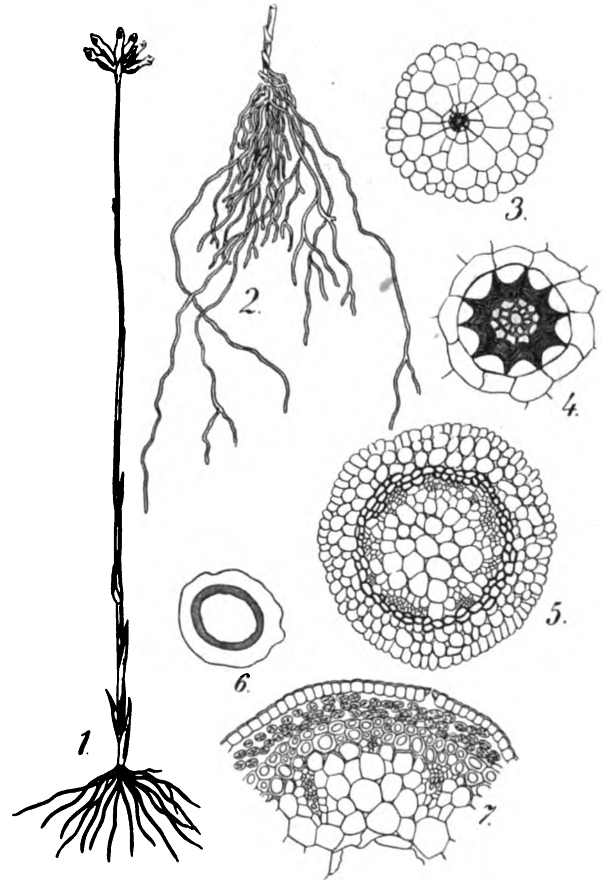


Fig. 574. 1 Burmannia capitata, nach JOHOW. 2 Freipräpariertes Wurzelsystem der in Fig. 573, 6 abgebildeten Gymnosiphon trinitatis JOHOW. 3, 4 Gymnosiphon trinitatis JOH., nach JOHOW. 3 Wurzelquerschnitt. 4 Desgl., Gefäßbündel nebst Endodermis. 5 Apteria setacea, Querschnitt des Blütenschaftes. 6 Gymnosiphon trinitatis desgl., die schattierte Zone stellt den sklerotischen Ring samt den eingebetteten Gefäßbündeln dar. 7 Burmannia capitata, Querschnitt durch den Blütenschaft, chlorophyllhaltige Rinde.

bestimmt war und *Gymnosiphon trinitatis* sp. n. heißen soll; aber die später untersuchte richtige *B. capitata* hat die Gefäßbündel des Stengels ebenfalls in einem Kreise an der Innenseite des sklerotischen Ringes angeordnet."

Die Stengel der grünen *Burmanniaceen* haben Stomata, welche denen der saprophytischen Arten abgehen.

Als Beispiel der

Corsieae

mag *Corsia ornata* gelten, eine Saprophyte Neu-Guineas, deren Blütenstruktur durch die Zeichnung wohl genügend illustriert wird. Von den



Fig. 575. Corsia ornata, nach BECCARI. 1 Habitus. 2 Blüte in Vorderansicht, das sehr breite hintere, herzförmige Perianthblatt und die 5 lineal-pfriemlichen übrigen zeigend. 3 Blüte von der Seite nach Entfernung des hinteren breiten Perianthblattes. 4 Gynoeceum. 5, 6 Stamina. 7 Blütendiagramm. 8 Querschnitt des Fruchtknotens. 9 Ovulum. 10 Placenten mit Samen. 11 Same.

6 Perianthblättern ist das hintere äußere herzförmig, die 5 anderen sind lineal-pfriemlich.

Achtundzwanzigste Vorlesung.

Die

Scitamineae

sind Pflanzen mit vorrherschend Zwitterblüten. Die ganze Blüte ist zygomorph oder gar ganz unregelmäßig. Das Perianth besteht aus 6 Blättern, von denen die äußeren kelchartig, die inneren korollinisch oder die sämtlich korollinisch sind. Stamina der Anlage nach 6, in 2 Wirteln, doch zumeist nur zum Teil, vielfach nur eines fertil. Die anderen in korollinische Staminodien umgebildet. Fruchtknoten unterständig, ein- bis dreifächerig. Samen zumeist mit Arillus, mit Endosperm und Perisperm oder nur mit letzterem.

Mit Recht sagt v. Wettstein, daß die Verwandtschaft der 3 hierhergehörigen Familien zweifellos ist, und daß sie wohl sicher eine Modifikation des *Liliifloren*-Typus darstellen, bei der die Zygomorphie der Blüte immer stärker hervortritt. Wo sie aber genau anzuschließen sind, läßt sich nicht sagen, sie wurzeln irgendwo, wie der Stammbaum angibt, in den *Liliifloren.*

Am wenigsten abgeleitet ist wohl noch die Familie der

Musaceae,

bei welcher durchweg noch 5 Stamina fertil sind und nur eines staminodial geworden oder ganz abortiert ist. Bei *Ravenala madagascariensis* sind sogar noch alle 6 Stamina fertil und gleichgroß, danach kommt *Musa Ensete,* bei der man häufig noch 6 fertile Stamina findet, von denen aber das hintere mediane etwas kleiner ist als die übrigen.

Die primitivste Form ist demnach wohl

Ravenala madagascariensis,

der *Travellers tree,* welche auf Madagaskar und Reunion endemisch ist, und in ihren Blattscheiden so viel Wasser ansammelt, daß es als Getränk dienen kann. Die Gattung hat früher wohl eine weite Verbreitung gehabt, kommt doch die einzige andere noch lebende Art, *R. guyanensis,* in Guinea und Nordbrasilien vor.

Ravenala madagascariensis hat einen bis 10 m hohen wirklichen Stamm, der 2-zeilige gestielte Blätter trägt, welche zusammen einen Riesenfächer bilden. Die Blütenstände stehen axillär und haben 2-zeilig

gestellte, große, kahnförmige Hochblätter, deren jedes einen vielblütigen Wickel einschließt.

Die Blüte ist sehr einfach gebaut, nur wenig zygomorph, sie hat 3 gleichgroße, spitze, nicht verwachsene Kelchblätter, auch die 3 Kronenblätter sind frei, die zwei lateralen sind den Kelchblättern ähnlich, das mediane Kronenblatt ist aber kürzer. Dann folgen die 6 fertilen Stamina und der Griffel, welcher an der Spitze 3-zähnig ist. Der Fruchtknoten ist 3-fächerig und bildet eine 6-spaltige, 3-fächerige, vielsamige Kapsel. Der gefranste, prachtvoll himmelblaue Arillus der Samen ist sehr auffallend und bildete zur Zeit, als ich dort war, eine wirkliche Zierde der *Ravenala*-Bäume, welche sich im Garten des Assistentresidenten in Bandong (Java) befinden.

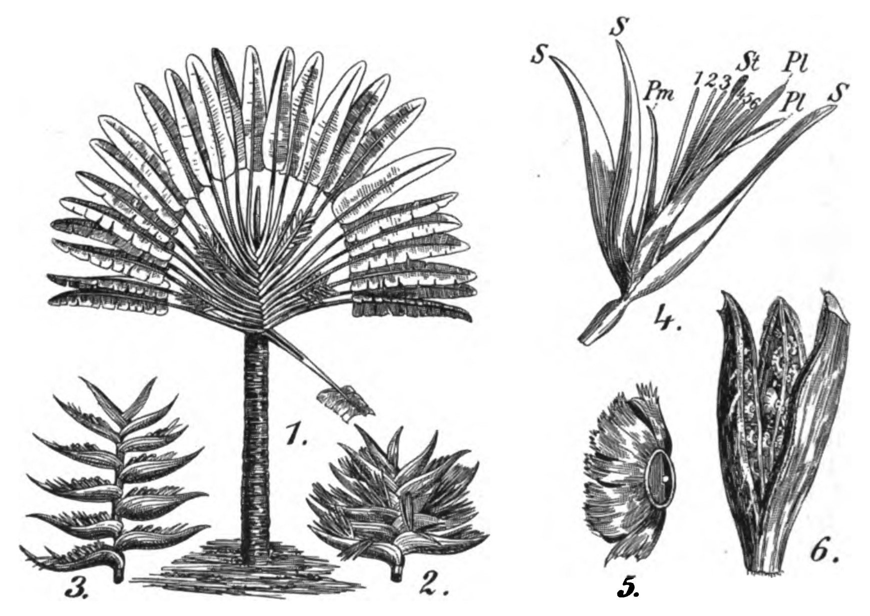


Fig. 576. Ravenala madagascariensis SONNERAT, nach RICHARD. 1 Habitus. 2 Blütenstand. 3 Fruchtstand. 4 Blüte. S Sepala, Pl die beiden lateralen Petala, Pm das mediane Petalum. 1, 2, 3, 4, 5, 6 Die Stamina. St Stigma. 5 Same mit Arillus. 6 Aufgesprungene Frucht.

Die Blüte der verwandten *Strelitzia* ist schon viel mehr zygomorph, indem die zwei lateralen, an der einen Seite miteinander verwachsenen, flügelartig verbreiterten Kronenblätter die hier nur in der Fünfzahl vorhandenen Stamina umschließen, das dritte Kronenblatt ist zu einem dreieckigen, breiten und kurzen Blättchen reduziert. Zwischen den verwachsenen Kronenblättern ragt der lange Griffel hervor. Die 3 Kelchblätter sind frei, die beiden lateralen sind hohl, das dritte ist lang zugespitzt.

Strelitzia wird von Vögeln bestäubt, die Pollenkörner sind durch Fäden verbunden. Die beiden verwachsenen Kronenblätter sind blau, die übrigen orange.

Zu den *Musaceen* gehören außer *Ravenala* und *Strelitzia* noch *Musa*, *Lowia*, *Protamomum* und *Heliconia*. *Musa* z. B. hat ein unterirdisches

Rhizom, der Stamm ist nur ein Scheinstamm und besteht aus umeinander gerollten Blättern.

Sehr interessant ist eine Untersuchung TISCHLERs über den Pollen der kultivierten Bananen, welche bekanntlich keine Samen produzieren, während die wilden Arten, wie ich selber am Malabar auf Java sah, so samenreich sind, daß sie einer *Iris*-Frucht nicht unähnlich sehen. Die TISCHLERsche Arbeit (Untersuchungen über die Entwickelung des Bananenpollens I, Archiv für Zellenforschung V, 4, p. 922 ff.) kann hier nur kurz erwähnt werden, ihre Lektüre ist aber sehr zu empfehlen. Das wichtigste Resultat ist wohl der Nachweis, daß verschiedene Bananenrassen verschiedene Chromosomenzahlen haben; so hat *Musa*

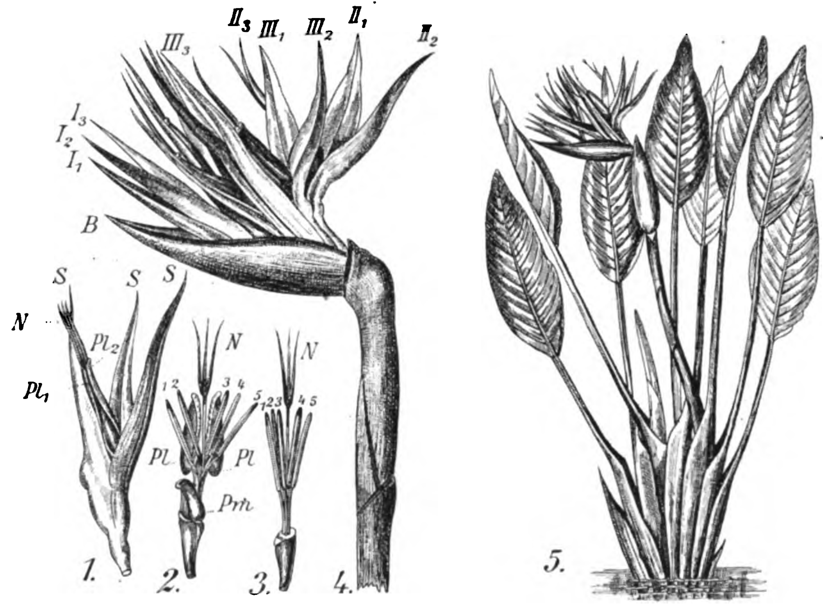


Fig. 577. Strelitzia Reginae, nach TURPIN. 1 Blüte. S Sepala, Pl, Pl_2 die verwachsenen lateralen, die Staubfäden und den Griffel einschließenden Petala, das dritte mediane, sehr kurze Petalum nicht sichtbar; die Narbe N ragt über die verwachsenen Petala hervor. 2 Blüte nach Entfernung der Sepala, die beiden verwachsenen Petala (Pl) gewaltsam auseinander gezogen und die Stamina 1, 2, 3, 4, 5 hervorgezogen, Pm das dritte kurze Petalum. 3 Blüte nach Entfernung des ganzen Perianthes. 4 Infloreszenz. B Braktee I—III, 3 Blüten, deren Sepala mit 1, 2, 3 angedeutet, zwischen I und III sind noch 2 Blüten vorhanden. 5 Habitus.

sapientum „Dole“ 8, *M. s.* „Radjah Siam“ 16 und *M. s.* „Kladi“ 24 Chromosomen in der x-Generation, man kann also von uni-, bi- und trivalenten Rassen sprechen. Von Pflanzen war ähnliches bisher nur bei *Oenothera gigas* (GATES), in Vergleich zu *O. Lamarckiana*, und bei den Moosen durch MARCHAL bekannt, der künstlich bi- und tetravalente Rassen herstellte, und bei Tieren bei *Ascaris megalocephala* und vielleicht bei *Echinus microtuberculatus*. Eine trivalente Rasse wie „Kladi“, war aber bis jetzt noch nicht beschrieben. Viele Rassen zeigen sehr abnorme Tetradenteilung; trotzdem treiben die Pollenkörner völlig normale Schläuche. Bei der abnormalen Tetradenbildung kommen oft Bilder zu Gesicht, welche den bei der Bildung von Makrosporen üblichen recht ähnlich sehen.

Humphrey hat nachgewiesen, daß bei den *Musaceen* ein reichliches stärkehaltiges Endosperm den Embryosack ganz (*Heliconia*) oder fast ausfüllt (*Strelitzia*), und daß dessen periphere Zellen oft eine Aleuronschicht bilden; bei den *Zingiberaceen (Costus)* ist das Endosperm im unteren Teile des Sackes mehrere Schichten dick und enthält nur Aleuronkörner, bei den *Cannaceen (Canna indica)* ist es eine einzige aleuronhaltige Schicht, welche den Sack auskleidet, und bei den *Marantaceen (Thalia dealbata)* ist es wahrscheinlich im reifen Samen gar nicht vorhanden.

Die

Cannaceae

bilden wohl noch die am wenigsten abgeleiteten Formen der übrigen *Scitamineen*. Sie haben einen freiblätterigen 3-gliederigen Kelch, über den die größere Korolle hervorragt. Diese ist ebenfalls 3-gliederig, aber die Petala sind am Grunde verwachsen. Das Androeceum besteht aus 1—5 mit der Kronenröhre teilweise verwachsenen Blättern,

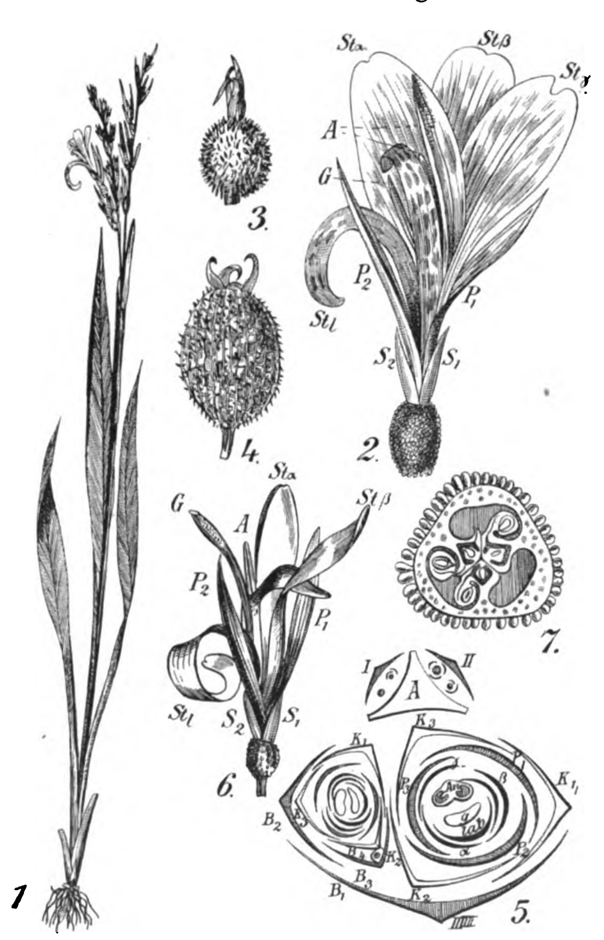


Fig. 578. Canna. 1—5 Canna Sellowii Bouché. 1—4 nach Flora brasiliensis. 5 nach Eichler. 1 Habitus. 2 Blüte. 3, 4 Früchte. 5 Diagramm von 2 Blüten mit drei Seitenstaminodien α, β, γ. 6, 7 Canna indica, nach Eichler. 6 Blüte, S Sepala, P Petala, A Anthere mit blattartiger Hälfte, Stl das Staminodium, welches Labellum genannt wird, Stα und Stβ Seitenstaminodien. 7 Querschnitt des Fruchtknotens.

von denen alle korollinisch sind bis auf eines, dessen rechte Hälfte eine Anthere mit 2 Pollensäcken trägt, während die linke Hälfte blattartig entwickelt ist.

Die korollinischen Glieder des Androeceums sind natürlich Staminodien. Von diesen trägt dasjenige, welches dem fertilen Stamen gegenübersteht, fälschlich den Namen Labellum, es ist etwas heruntergebogen; die anderen 2—3, meist abstehenden heißen Seitenstaminodien. Fruchtknoten dreifächerig, in jedem Fache mit 2 Reihen anatroper, bitegminärer Ovula. Griffel dicklich, jedoch blattartig, aufwärts, etwas nach unten gebogen, mit einer schräg-kopfförmigen Narbenstelle an der Spitze.

Der Blütenstand ist stets terminal am Stengel, und wenn er zusammengesetzt ist, wird er meist aus 2-blütigen Wickeln gebildet.

Hierher nur eine Gattung, *Canna*, mit unterirdischen Rhizomen, keiner Gelenkbildung wie bei den *Marantaceen* oder Ligulabildung wie bei den *Zingiberaceen* an den nur schwach asymmetrischen Blättern. *Canna* ist auf das tropische und subtropische Amerika beschränkt.

Die

Zingiberaceae

sind charakterisiert durch ihre langscheidigen Blätter mit Ligula, häufig ist Rhizombildung; wie die *Cannaceae* sind sie krautig. Die Blüten in verschiedenförmigen, ährigen, traubigen oder rispenförmigen Infloreszenzen. Die Partialinfloreszenzen oft cymös. Die Blüten sind median-zygomorph, meist zwitterig, jedoch kommen eingeschlechtliche Blüten vor, z. B. bei *Achilus siamensis* HEMSL. Kelchblätter 3, Petala 3. Nur ein Staubblatt (das hintere des inneren Kreises) ist fruchtbar, und bei *Achilus siamensis* fehlen alle übrigen, es gibt dort also gar keine Staminodien. Meistens aber sind von den übrigen Staubblättern die beiden oberen des äußeren Kreises staminodial (oft korollinisch) oder fehlend, während die beiden unteren des inneren Kreises zusammen das Labellum bilden; das vordere Staubblatt des äußeren Kreises fehlt ganz. Das Labellum der *Zingiberaceen* besteht also aus 2 verwachsenen Staminodien, während das Labellum von *Canna* ein einfaches Staminodium ist. Fruchtknoten ein- bis dreifächerig; Griffel dem fertilen Staubblatt anliegend. Kapseln oder Beeren. Samen mit Arillus, Perisperm und Endosperm.

Oft sind zweierlei Sprosse vorhanden, vegetative mit großen Laubblättern und Blütensprosse mit reduzierten Blättern, z. B. *Elettaria solaris*. Oft knollenförmig verdickte Wurzeln. In den Blüten Septalnektarien oder eigenartige Nektarien oberhalb des Fruchtknotens.

Die große Familie läßt sich folgendermaßen einteilen:

A. Ovar 3-fächerig, Seitenstaminodien blattartig, etwa wie das Labellum entwickelt — *Hedychieae*.
Hierher: *Roscoea, Cautlea, Curcuma, Hitchenia, Hedychium, Kämpferia, Gastrochilus* und *Stahlianthus*.

B. Ovar 3-fächerig (bei *Tapeinochilus* 2-fächerig), Seitenstaminodien linien- oder zahnförmig oder fehlend — *Zingibereae*.
Hierher: *Tapeinochilus, Dimerocostus, Costus, Burbidgea, Rhynchanthus, Leptosolaena, Pommereschea, Hellwigia, Alpinia, Riedelia, Strobidia, Renealmia, Zingiber, Cyphostigma, Amomum, Elettaria, Elettariopsis, Scaphochlamys* und *Siliquamomum*.

C. Ovar 1-fächerig, mit 3 wandständigen Placenten, Seitenstaminodien vorhanden — *Globbeae*.
Hierher: *Globba, Guillainia, Hemiorchis, Mantisia* und *Achilus*.

Betrachten wir zunächst als Beispiel der

Hedychieae

Hedychium. Bei dieser ganz vorwiegend tropisch-asiatischen Gattung ist der Kelch röhrenförmig, synsepal, oft einseitig gespalten. Die Kronenröhre ist meistens lang und schmal und hat gewöhnlich 3 linienförmige Kronenzipfel. Das Labellum (die 2 miteinander verwachsenen Staminodien des inneren Kreises) ist oft 2-teilig. Die Seitenstaminodien (die 2 lateralen des äußeren Kreises) sind schmäler als das Labellum, meistens

aber breiter als die Kronenzipfel. Das einzige fertile Stamen ist das dritte des inneren Kreises und hat ein sehr langes Filament. Der sehr lange Griffel liegt in einer Rinne des Filamentes des fruchtbaren Staubblattes, verläuft weiter über das Konnektiv, also zwischen den beiden Antherenhälften und erhebt seine kopfförmige Narbe etwas über die Spitze der Anthere.

An der Basis des Griffels finden sich 2 große epigyne Drüsen. Die vielfache Anwesenheit dieser epigynen Drüsen hat ROB. BROWN Veranlassung gegeben zu einer anderen Deutung der *Zingiberaceen*-Blüte als der hier angenommenen EICHLERschen. Nach BROWN gehören das Labellum, das dann nicht als Doppelbildung, sondern als ein einziges Staminodium aufgefaßt wird, und die beiden Seitenstaminodien dem äußeren Staminalkreis an, während das fertile Stamen

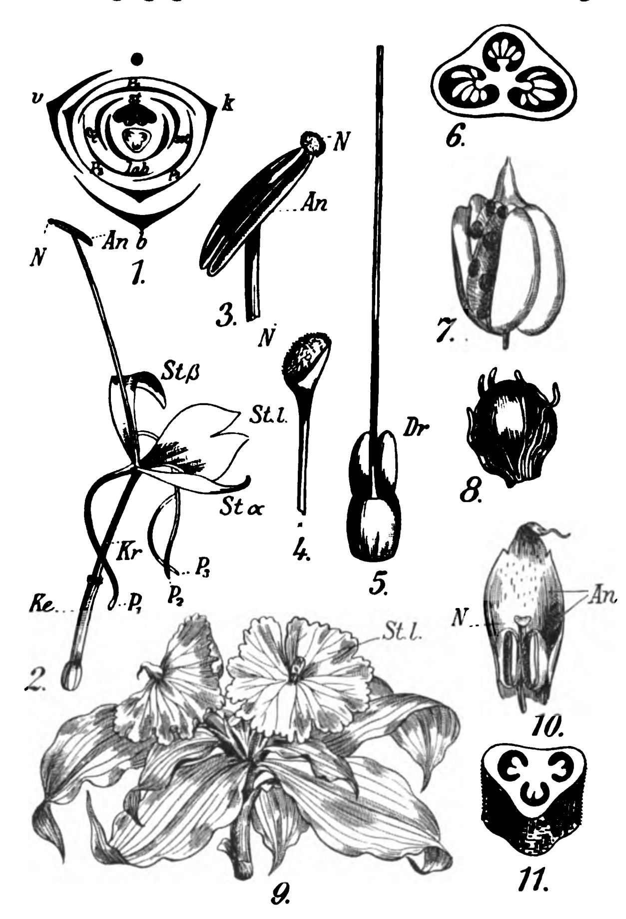


Fig. 579. 1 Diagramm einer Zingiberaceen-Blüte, Kampferia ovalifolia, nach EICHLER. Mit Deckblatt (b) und Vorblatt (v). K Kelch, P Petala, sst Seitenstaminodien. 2—8 Hedychium Gardnerianum ROSC. 2 Blüte. 3 Anthere mit Griffelende (N). 4 Griffel mit Narbe. 5 Unterer Teil des Griffels mit epigynen Drüsen (Dr). 6 Querschnitt des Fruchtknotens. 7 Aufgesprungene Frucht. 8 Same mit Arillus. 2—6 nach KÖRNICKE. 7 und 8 nach PETERSEN. 9—11 Costus igneus N. E. BROWN nach Bot. Mag. 9 Gipfel der Pflanze. 10 Stamen (An) und Narbe (N). 11 Fruchtknoten quer durchschnitten.

und die beiden epigynen Drüsen zusammen den inneren Staminalkreis bilden. Nach ihm sind also beide Staminalkreise vollzählig, während unserer Auffassung nach vom äußeren Staminalkreis bloß die beiden Seitenstaminodien übrig sind, das dritte Glied aber stets fehlt. Letztere Auffassung wurde schon 1841 von LESTIBOUDOIS ausgesprochen, später von EICHLER ausgearbeitet und wird durch die entwickelungsgeschichtliche Untersuchung PAYERS und BAILLONS gestützt. Die beiden epigynen Drüsen sind bloße Zellwucherungen, welche in der Ontogenese der Blüte viel später als die übrigen Blütenteile auftreten. Die epigynen Honigdrüsen sind bei verschiedenen Gattungen sehr verschieden, können bis-

weilen sehr lang werden und sind dann oft als Staminodien oder Stylodien gedeutet worden, sie fehlen *Costus,* der seinen Honig an Septaldrüsen ausscheidet. Bei *Costus* ist das Labellum am meisten entwickelt und so stark verbreitert, daß es auf den ersten Blick die ganze Blütenhülle zu sein scheint (Fig. 579, 9).

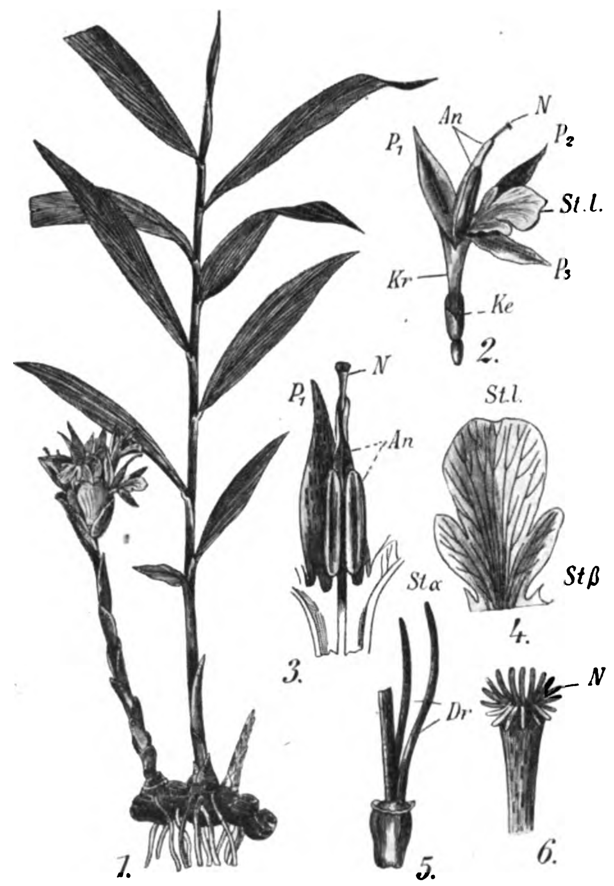


Fig. 580. Zingiber officinale Rosc. nach Berg. und Schmidt. 1 Habitus. 2 Blüte. Ke Kelch, Kr Kronenröhre, P_1, P_2, P_3 Petala, An Anthere, N Narbe, St.l Labellum genanntes Staminodium. 3 Stamen (An) mit Griffel (N) und Kronenblatt P_1. 4 Labellum genanntes Staminodium. St.l Labellum mit den rudimentären Seitenstaminodien St α, St β. 5 Fruchtknoten mit dem unteren Teil des Griffels und den beiden epigynen Drüsen (Dr). 6 Griffelspitze mit Narbe.

Als Beispiel der

Zingibereae

wollen wir

Zingiber

nehmen, dessen Blüte eigentlich nur dadurch von der von *Hedychium* verschieden ist, daß das Labellum 3-lappig ist und daß die Seitenstaminodien auf zwei kleine Zähnchen an der Basis des 3-lappigen Labellums reduziert sind, weiter ist das Konnektiv über die Antheren hinaus ver-

längert und umschließt dort den oberen Teil des Griffels, dessen gewimperte Narbe aber wieder über das Konnektiv hervorragt. Die beiden epigynen Drüsen sind hier lang-fadenförmig. Auch *Zingiber* ist vorwiegend tropisch-asiatisch.

Weit sonderbarer als die von *Hedychium* und *Zingiber* sind die Blüten der

Globbeae

gestaltet, von denen

Mantisia

als Beispiel genommen werden mag.

Zu *Mantisia* gehören zwei ostindische Arten, von denen *M. saltatoria* Sims „the opera dancing girl", die bekannteste ist. Sie bildet außer laubtragenden Sprossen, wie *Zingiber officinale*, nur schuppentragende Blütensprosse, welche in einem rispigen Blütenstand mit großen violetten Deckblättern und violett und gelb gefärbten, höchst eigentümlichen Blüten

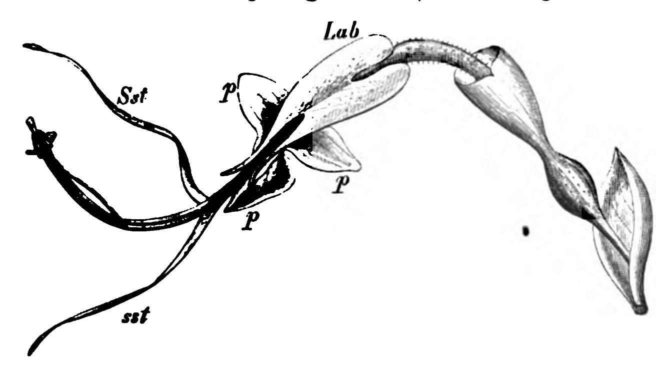


Fig. 581. Blüte von Mantisia saltatoria Sims, nach Lestiboudois. Unten rechts das Vorblatt, dann der eigentümliche Kelch. Lab Labellum, p Kronenblätter, Sst Seitenstaminodien.

(Fig. 581) enden. Der Kelch ist gestreckt kreiselförmig, in der Mitte eingeschnürt und gerade unterhalb der Einschnürung aufgeblasen; über dem Kelch ragt die lange, zylindrische, dünne, behaarte Kronenröhre hervor, welche in 3 breiten Korollenzipfeln endet. Das große Labellum ist zurückgeschlagen, so daß es mit seinem unteren Teile den oberen Teil der Kronenröhre bedeckt. Die beiden langen linienförmigen Seitenstaminodien sind eine Strecke weit mit dem Filament des fertilen Stamens verwachsen, so daß sie scheinbar bedeutend höher als die Kronenzipfel inseriert sind. Der Griffel liegt in gewöhnlicher Weise in einer Rinne des Staubfadens, verläuft weiter über das Konnektiv zwischen den beiden Antherenhälften und ragt mit seiner Narbe über die Anthere hervor.

Weichen die *Zingiberaceae* durch ihre starke Zygomorphie schon sehr vom gewöhnlichen *Liliaceen*-Typus ab, so ist das noch auffallender bei den

Marantaceen,

welche ganz unregelmäßige Blüten haben, in denen keine Ebene gefunden werden kann, welche die Blüte in spiegelbildgleiche Hälften zu zerlegen vermag.

Die *Marantaceen* sind Kräuter, seltener Sträucher, mit 2-reihig gestellten, gestielten, asymmetrischen Blättern und haben am Ende des Stieles eine sehr charakteristische Schwellung, das sogenannte Gelenk oder Struma. Die Blütenstengel befinden sich meistens auf einem laubtragenden Stengel, selten auf einem bloß schuppentragenden Schaft oder gar direkt dem Rhizom entspringend. Der Blütenstand ist ährenförmig oder rispig, die Blüten stehen immer paarweise in den Hochblattachseln, niemals einzeln, und zwar in einem einzigen Paare oder zu mehreren (bis 12, meistens 2—5) sichelartig.

Die Blüten sind zwitterig, meist ist das Perianth deutlich in Kelch und Krone differenziert. Es sind 4—5 Stamina vorhanden. Wie bei den *Zingiberaceen* und *Cannaceen* ist das Androeceum mit dem Kronenschlunde verwachsen. Von den 3 Staubblättern des äußeren Kreises sind nur 2 oder eins vorhanden, es sind korollenartige Staminodien, welche Seitenstaminodien, Flügelstaminodien oder Flügelblätter heißen; bisweilen fehlt aber der ganze äußere Staminalkreis. Von dem inneren Staminalkreis ist ein Glied fertil, jedoch nur zur Hälfte, so daß, wie bei den *Cannaceen*, nur eine halbe Anthere vorhanden ist, die andere Hälfte ist korollinisch ausgebildet. Die beiden anderen Glieder des inneren Kreises sind korollinisch ausgebildet, aber verschieden, das eine ist oben zusammengezogen, an der einen Seite mit einem spitzen Fortsatze versehen und heißt Kapuzenblatt (Staminodium cucullatum), das andere ist breit, oft schwielig verdickt und heißt Schwielenblatt (Staminodium callosum).



Fig. 582. Maranta. 1—5 nach Flora brasiliensis. 1 Ausläufer. 2 Blüte. 3 Infloreszenz. 4 Frucht. 5 Fruchtquerschnitt. A—G Maranta bicolor KER., nach EICHLER. A Diagramm des Blütenpaares. Kap.b Kapuzenblatt, Sw.b Schwielenblatt. B Blüte. C Oberer Teil der Blüte aufgeschnitten. D Kapuzenblatt mit Stamen. E Schwielenblatt. F Querschnitt. G Längsschnitt durch den Fruchtknoten.

Der Fruchtknoten ist unterständig, 3-fächerig oder durch Abort zweier Fächer einfächerig, mit Septalnektarien in den Seitenfächern, jedes Fach

enthält nur 1 Ovulum. Der stark gekrümmte Griffel ist erst im Kapuzenblatt eingeschlossen, schnellt aber bei Insektenbesuch hervor. Arillus und Perisperm vorhanden. Kapseln, Beeren oder Nüsse. Der Arillus ist oft ein Schwellkörper, welcher das Aufspringen der Früchte bewirkt. Hierher gehören: *Trachyphrynium*, *Hybophrynium*, *Thaumatococcus*, *Clinogyne* (inkl. *Marantochloa* GRISEB.), *Phrynium*, *Calathea*, *Maranta*, *Stromanthe*, *Ctenanthe*, *Saranthe*, *Ischnosiphon* und *Thalia*.

Die Abbildung der *Maranta bicolor* (Fig. 582) mag die Blütenstruktur illustrieren.

Die *Zingiberaceae* sind noch beachtenswert, weil Miss SARGANT bei *Hedychium (Brachychilum) Horsfieldii* mesarche Struktur im Kotyledon fand; die Frage, ob dies ein primitiver Charakter ist, wurde von Miss BERRIDGE an derselben Art, aber außerdem an *Alpinia calcarata*, *Roscoea purpurea* und *Elettaria Cardomum* untersucht und in den Annals of Botany, 1910, p. 485—487 darüber berichtet. Auch im Kotyledon von *Alpinia* und *Roscoea* wurde, sowie bei *Hedychium*, mesarche Struktur angetroffen, bei *Elettaria* aber nicht, und Miß B. schließt, daß die mesarche Struktur in einem der Kotyledonarstränge (der andere zeigt sie nicht) verursacht wird durch die Fusion von 2 kleinen kortikalen Bündeln, nachdem sie ganz in die Nähe des Hauptstranges gekommen, aber bevor sie ganz mit ihm verschmolzen sind; primitive mesarche Struktur liegt also nicht vor, und phylogenetische Bedeutung hat der Fall nicht.

Die

Orchidaceae

zeigen sämtlich Zygomorphie in der Blüte. Wie bei den *Scitamineen* ist die Zahl der Staubblätter reduziert. Während bei einer *Scitaminee*, bei *Ravenala madagascariensis*, noch alle 6 Stamina vorkommen, ist die höchste Zahl, welche wir bei einer *Orchidee* antreffen, 5, nämlich bei *Arundina pentandra* RCHB. (*Dilochia wallichii* LINDL.), welche Zahl jedoch keineswegs konstant ist; in seiner Flora von Buitenzorg beschreibt SMITH sie, ohne die Zahl der Stamina zu nennen, d. h. also mit einem Stamen, und sagt in der Note „Häufig kommen 2—4 Extraantheren vor, die jedoch meistens unvollständig entwickelt sind. SMITH bringt denn auch die *Arundina* zu den *Monandrae*, zu den *Orchideen* mit einem einzigen Staubblatt, denen er die *Pleonandrae*, eine Gruppe mit 2—3 fruchtbaren Staubblättern, gegenüberstellt.

Die *Pleonandrae* unterscheiden sich weiter von den *Monandrae* dadurch, daß bei ersteren 6 bestäubungsfähige Narbenlappen vorhanden sind, während bei letzteren nur die paarigen Narbenlappen bestäubungsfähig sind.

Das Perianth der *Orchideen* besteht stets aus 6 Blättern, und wenn auch Sepala und Petala vielfach gut zu unterscheiden sind, sind sie doch beide korollinisch; die Zahl der Perianthblätter kann aber durch Verwachsung kleiner werden. Bei den *Monandreae* ist nur das dem Tragblatte zugewendete Staubblatt des äußeren Kreises fertil, bei *Neuwiedia*, einer der *Pleonandrae*, sind überdies die beiden dem Tragblatte zugewendeten Stamina des inneren Kreises fruchtbar, während bei den übrigen *Pleonandreen*, *Apostasia* und bei den *Cypripedilinen* bloß die beiden dem Tragblatte zugewendeten Stamina des inneren Kreises fruchtbar sind. Die angegebene Lage der Staubblätter bezieht sich auf die Lage in der Knospe, später liegen die Sachen scheinbar umgekehrt,

indem infolge Drehung des Fruchtknotens die ganze Blüte umgewendet wird, so daß nach der Resupination das einzige Staubblatt der *Monandrae* vom Tragblatt abgewendet ist. Außer den fertilen Staubblättern kommen bisweilen Staminodien vor, welche, wenn sie klein sind, oft Stelidien genannt werden, wenn sie groß sind, oft recht blattartig sein können. Das Filament ist stets sehr kurz, die Anthere daher fast sitzend, zweifächerig.

Nur selten stehen bei den *Orchideen* die Sporophylle direkt auf dem Blütenboden, wie bei *Diuris elongata* (Fig. 584, 1), bei der ein aufrechtes fertiles Stamen mit sehr kurzem Filament, 2 Staminodien und eine trichterförmige Narbe direkt auf dem Blütenboden inseriert sind. Meistens ist aber zwischen Perianth und Sporophyllen eine Achsenverlängerung, ein Androgynophor vorhanden, welches Columella heißt und die Sporophylle an ihrer Spitze trägt. Bei gewissen Arten, z. B. bei *Corymbis veratrifolia* (Fig. 584, 4), steht dann die Anthere noch aufrecht, und der Hauptunterschied von *Diuris* ist also der, daß hier der Befruchtungsapparat durch die Bildung der Säule (Columella, Androgynophor) hoch emporgehoben ist. Findet die Verlängerung des nächst unteren Internodiums statt, so werden die Petala über die Sepala emporgehoben, und man spricht noch von einer Säule, trotzdem dann die Narben eigentlich sitzend sind; das ist z. B. bei *Ponthieva* (Fig. 584, 7) der Fall. Auch kann es vorkommen, daß sowohl das Internodium zwischen den Sporophyllen und den Petalis, wie das nächst untere, gestreckt ist, in diesem Falle nennt man ersteres die Säule, letzteres den Säulenfuß. Da die Insertion der Sepala und Petala bekanntlich auch in zyklischen Blüten nicht genau quirlig, sondern eigentlich spiralig ist, so kann es dann vorkommen, daß z. B. 2 Sepala und 1 Petalum mit dem Säulenfuß emporgehoben werden (z. B. *Drymoda*) (Fig. 584, 11), oder 1 Sepalum und 2 Petala, wie bei *Gongora*.

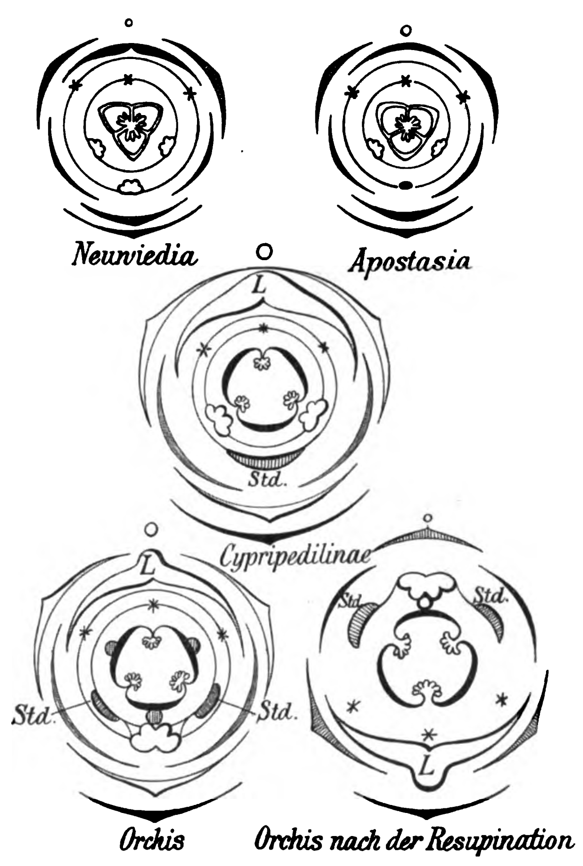


Fig. 583. Diagramme verschiedener Orchideenblüten. L Labellum, Std Staminodien.

Die Anthere kann nun, wie wir schon sahen, völlig aufrecht und frei auf dem Säulenrande stehen und zwar in der Verlängerung der

Säule (*Epipogon*, *Ophrys*) (Fig. 585), oder sie kann mit der Säulenachse einen starken (± 90°) Winkel bilden (*Satyrium*).

Gewöhnlich aber neigt sich die Anthere nach der Innenfläche der Säule über, wobei sie horizontal wird (*Haemaria*) oder gar herabhängen kann (*Coelogyne*). Die Anthere kann nun auch nach der Entfernung des Pollens sitzen bleiben (*Ophrydinae*, *Malaxis*, *Neottiinae*), bei den meisten aber löst sich die Anthere so leicht von ihrem dünnen Filament ab, daß sie bei der Entfernung des Pollens abfällt, so bei den meisten knollenbildenden Epiphyten. Bei den *Pleonandreae* sind alle 3 Narbenlappen empfängnisfähig, und es fehlen zusammenhängende Pollenmassen (Pollinien); bei den *Cypripedilinen* sind sogar die Pollenkörner ganz frei. nicht einmal zu Tetraden verbunden.

Bei den *Monandrae* ist einer der 3 Narbenlappen steril und zu einem sogenannten Rostellum, einem Haftorgan für die Pollinien, umgebildet. Bisweilen bleibt der dritte Narbenlappen rudimentär, und der Pollen kann dann, falls er, wie z. B. bei *Cephalanthera*, klebrig ist, direkt auf die Narben fallen. Sind die Pollenmassen aber zusammenhängend (Pollinien) und wachsartig, so ist meistens die Beihilfe von Insekten nötig, um sie aus den Antheren herauszuschälen, wie z. B. bei *Dendrobium*, jedoch spielt das Insekt, da die Pollinien nicht ankleben, hier bloß eine erlösende Rolle, und es bleibt ziemlich dem Zufall überlassen, ob die Pollinien auf die Narbe fallen oder nicht. Meistens aber bilden die Pollinien einen stielartigen Fortsatz (Caudiculae), der mit einer durch Degeneration des Rostellumgewebes gebildeten Klebmasse (Glandula) in Verbindung kommt, oder aber es wird ein Teil des Rostellums zu einem Stielchen umgebildet, das dann nicht Caudicula, sondern Stipes (Sp)

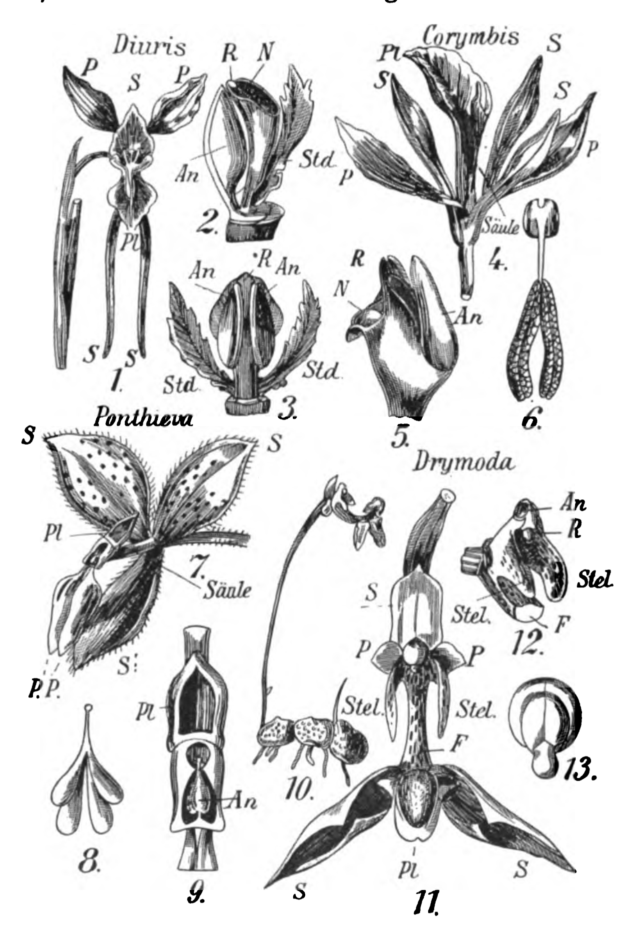


Fig. 584. 1—3 **Diuris**, nach PFITZER. 4—6 **Corymbis**, 7—9 **Ponthieva** und 10—13 **Drymoda**, nach PFITZER. P Petala, Pl Labellum, S Sepala, An Stamen, R Rostellum, N Narme, Std Staminodien, Stel Stellidien, F Fruchtknoten.

heißt (z. B. *Phajus*) (Fig. 585). Auf jeden Fall wird an den Pollinien in einer dieser Weisen ein Stielchen gebildet, welches an seinem Ende eine vom Rostellum gebildete Klebmasse (Klbm) hat. Ist nun das Stielchen der Spitze der Pollinien angeheftet, so heißen die *Orchideen*, welche dies haben, acroton (z. B. *Phajinae*, *Oncidiinae*), ist es der Basis der Pollinien angeheftet, so heißen sie basiton (z. B. *Ophrydineae*). Berührt ein Insekt die Klebmasse, so zieht es die Caudiculae oder Stipites samt den Pollinien heraus; das ganze Gebilde heißt nun Pollinarium. Die Klebmasse erhärtet schnell, und auf dem Rüssel oder einem anderen Teile des Insektes stehen nun die Pollinien aufrecht; bald biegen sich aber die Stielchen der Pollinien infolge des Gewichtes der letzteren um; die Pollinien sind dann horizontal oder gar herabhängend gerichtet und können in dieser Lage von dem eine neue Blüte besuchenden Insekt an die Narbenflächen gedrückt werden. Dort bleibt dann ein Teil des Pollens hängen, so daß ein Pollinium für verschiedene Bestäubungen dienen kann. Vielfach sind die Pollinien dazu in kleinere Massen (Massulae), deren jede ein schleimiges Stielchen bilden kann, zerklüftet. Die Pollenkörner bleiben hier stets in Tetraden zusammen. Das Rostellum kann mancherlei Formen haben, häufig ist es beutelförmig (*Ophrys*). Die ganze Bestäubungsweise läßt sich oft hübsch mittels einer als Insektenrüssel fungierenden Bleistiftspitze demonstrieren.

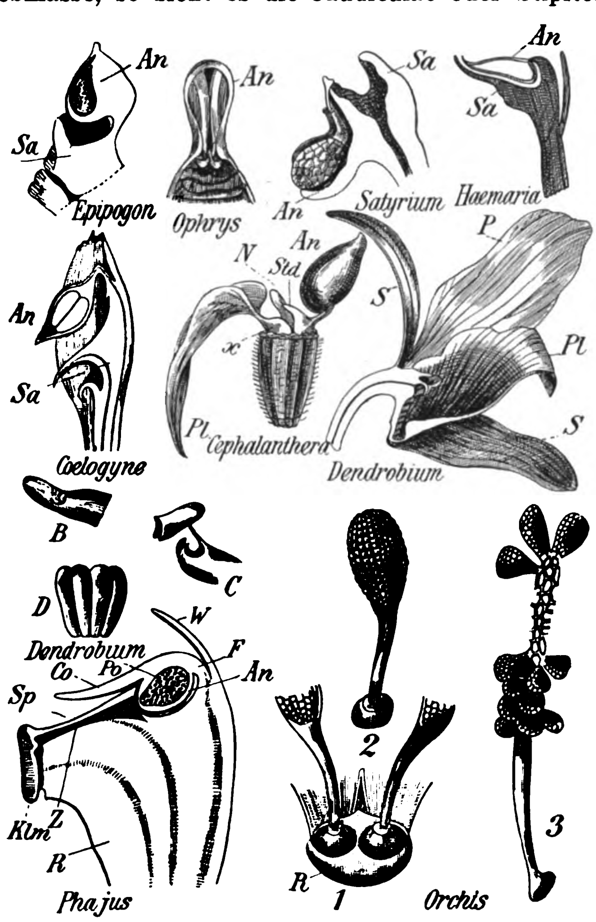


Fig. 585. Säulen und Antheren verschiedener Orchideen, nach PFITZER. An Anthere, Sa Säule, Pl Labellum, P Petala, S Sepala, N Narbe, Std Staminodien, x Seitenlappen des Hypochils, F Filament, Po Pollinien, Co Caudicula, Sp Stipes, Z desorganisierendes Gewebe, Klm Klebmasse, R Rostellum.

Vom Perianth ist meistens das ursprünglich der Achse zugewendete (später aber infolge der Resupination abgewendete) besonders ausgebildet und trägt den Namen Labellum. Es zeigt häufig eine Gliederung in einen Endteil (Epichilium), in einen Mittelteil (Mesochilium) und

einen Basalteil (Hypochilium). Dem Samen fehlt das Endosperm, er ist sehr klein und bedarf zu seiner Keimung oft des Vorhandenseins eines Pilzes, welcher jedoch wohl nur als Reizmittel fungiert, wenn er auch später bei der Ernährung des Keimlings mithilft; der Embryo ist sehr wenig entwickelt, meist ganz undifferenziert. Oft werden die Ovula erst durch den Reiz des keimenden Pollens entwickelt und sind bis dahin gar nicht angelegt. TREUB zeigte, daß auch eine Gallenlarve diesen Reiz ausüben kann.

Die *Orchideen* sind sämtlich krautige Pflanzen von sehr verschiedenem Habitus und mit racemösen Infloreszenzen. Sie sind autotroph oder saprophytisch (bei uns *Epipogon*, *Corallorhiza*, *Neottia*, viele Arten in den Tropen). Viele tropische Arten sind Epiphyten. Wurzeln, Rhizome,

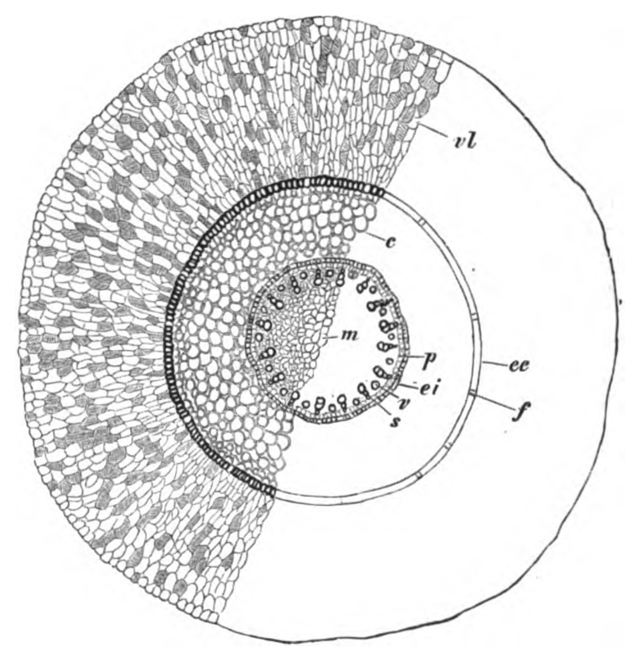


Fig. 586. Querschnitt durch die Luftwurzel von Dendrobium nobile, nach STRASBURGER. × 28. vl Velamen, ee Exodermis, f Durchgangszellen derselben, c Rinde, ei Endodermis, p Perizykel, s Xylem, v Phloem, m Mark.

Stengelteile können sich verdicken und als Speicherorgane dienen, vielfache Reduktionen können vorkommen, ja, bei *Taeniophyllum* ist kaum etwas anderes übrig als grüne Wurzeln, welche auch die Photosynthese besorgen müssen. Vielfach sind Luftwurzeln mit wasseraufsaugender Außenschicht (Velamen) vorhanden (Fig. 586). Das alles, sowie die vielbesprochenen Anpassungserscheinungen der Blüten, kann hier nicht behandelt werden, nur mag hier eine Figur WETTSTEINS reproduziert werden, die einen Eindruck der mannigfachen Vegetationsorgane gibt. Abzuleiten sind die *Orchideen* wohl von *Liliifloren*, mehr soll der Strich, der sie auf unserem Stammbaume mit einer ihrer zygomorphen Familien, mit den *Gillesiaceen*, verbindet, nicht besagen.

Wir wollen nun noch kurz einige Repräsentanten besprechen von dieser Riesenfamilie, welche gegen 10000 Arten aller Weltteile enthält.

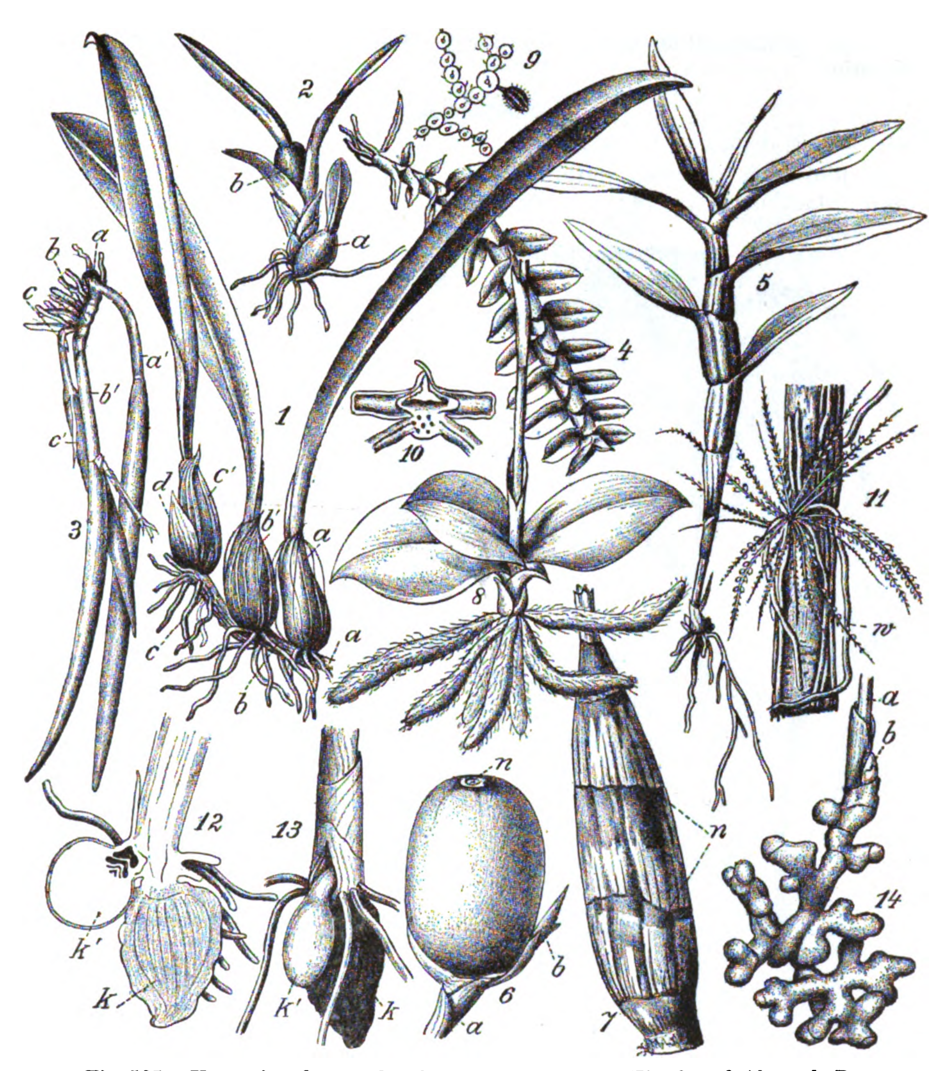


Fig. 587. Vegetative Organe der Orchidaceae, nur Fig. 9 und 10 nach PFITZER, alle übrigen nach WETTSTEIN. 1 Sympodialer Sproß mit Scheinbulben aus je einem Internodium (heteroblastisch) gebildet von Bulbophyllum spec. 2 Dasselbe von Oncidium spec. 3 Sympodialer Sproß mit stielrunden Hängeblättern von Leptotes bicolor; in allen 3 Figuren bedeutet a u. b, bezw. a + a', b + b' etc. je einen Jahrestrieb. 4 Monopodialer Sproß von Dichaea vaginata. 5 Bildung eines Pseudobulbus aus mehreren Internodien (homoblastisch) bei Dendrobium fimbriatum. 6 Heteroblastischer Pseudobulbus von Coelogyne cristata. a Sproß, an dessen Ende der Pseudobulbus mit der Blattnarbe (n) steht, b Erneuerungssproß. 7 Homoblastischer Pseudobulbus, entstanden in der Weise der Fig. 5 von Catasetum fimbriatum. n Blattnarben. 8 Basaler Teil von Prescottia plantaginifolia. 9 Bulbophyllum minutissimum, von oben. 10 Pseudobulbus desselben durchschnitten. 11 Campylocentron chlororhizum mit Assimilationswurzeln w. 12 und 13 Basaler Teil von Orchis militaris. k Alter Knollen, k' Erneuerungsknolle. 14 Unterirdischer Teil von Coralliorhiza innata. a Blühender Sproß, b Erneuerungssproß.

Die primitivsten unter den jetzt lebenden *Orchideen* sind zweifellos die

Apostasieae

mit den Gattungen *Neuwiedia* und *Apostasia*, deren Blüten fast radiär sind und sich dadurch unterscheiden, daß erstere 3, letztere 2 fruchtbare Stamina hat; bei *Apostasia* ist aber das dritte Stamen noch als deutlich entwickeltes Staminodium vorhanden, das mit den fertilen in etwa gleicher Höhe auf der schlanken Säule inseriert ist.

Apostasia Wallichii

ist eine Pflanze, welche im westlichen Asien, von Ceylon bis zu den Philippinen, vorkommt, in Java z. B. auf dem Salak. Sie ist eine Erdorchidee mit etwa 60 cm langem, später verzweigtem, hartem, vielblätterigem Stengel, wie die Figur angibt. Die terminalen Blütenstände sind etwa 11 cm lang, die Blüten gelb, riechend.

Fig. 588. Apostasia Wallichii, nach PFITZER. 1 Habitus. 2 Blüte. 3 Selbige geöffnet. P Petala, S Sepala, N Narbe, An Stamina. 4 Narbe (N) mit Antheren (An) und Stelidien (Std). 5 Frucht quer durchschnitten. 6 Diagramm der Blüte.

Von den

Cypripedilinae,

der anderen Gruppe der *Pleonandrae,* sei hier *Cypripedium* besprochen, eine Gattung, welche etwa 20 Arten in der gemäßigten nördlichen Zone, bis nach Japan, Nordindien und südlich bis Mexiko vorschreitend, enthält. Hierher *C. calceolus* aus Mitteleuropa; ich fand sie z. B. an der Hörnekuppe bei Allendorf und um Jena herum, wo sie auf Kalk unter leichtem Schatten wächst und wohl einen der hübschesten Funde einer botanischen Exkursion darstellt.

Nahe verwandt mit *Cypripedium* sind *Selenipedilum* und *Paphiopedilum,* beide Gattungen werden meistens zu *Cypripedium* gerechnet.

Bei *Cypripedium* ist die Zahl der Perianthblätter reduziert, indem die 2 paarigen Sepala zu einem einzigen aufrechten Blatte verwachsen sind, das dem dritten gerade gegenübersteht.

Von den 3 Petalis sind 2 einander ziemlich gleich, bisweilen sehr schmal und lang, das dritte, das Labellum, ist schuhförmig ausgebildet. Die Säule ist kurz und dick und nach innen übergebogen, so daß die breite, 3-teilige Narbenfläche der Blütenachse ziemlich parallel steht. So wie bei *Apostasia,* sind alle 3 Narben bestäubungsfähig, ein Rostellum wird nie gebildet. Auf der Säule steht jederseits eine Anthere mit kurzem Filament. Das unpaare Staubblatt des äußeren Kreises ist auch hier noch vorhanden, und zwar als ein großes, bei verschiedenen Arten sehr verschiedengestaltetes Staminodium. Der Fruchtknoten ist bei *Cypripedium* in engerem Sinne 1-fächerig. Alle *Cypripedien* sind Erdorchideen. Von der Gattung *Paphiopedilum* (30 Arten im tropischen Asien und Amerika) wird unter dem Namen *Uropedilum Lindeni* LINDL. eine pelorische Form von *P. caudatum* (mit etwa 75 cm langen lateralen Petalen) mit flacher Lippe und fruchtbarem unpaaren Stamen des inneren Kreises kultiviert.

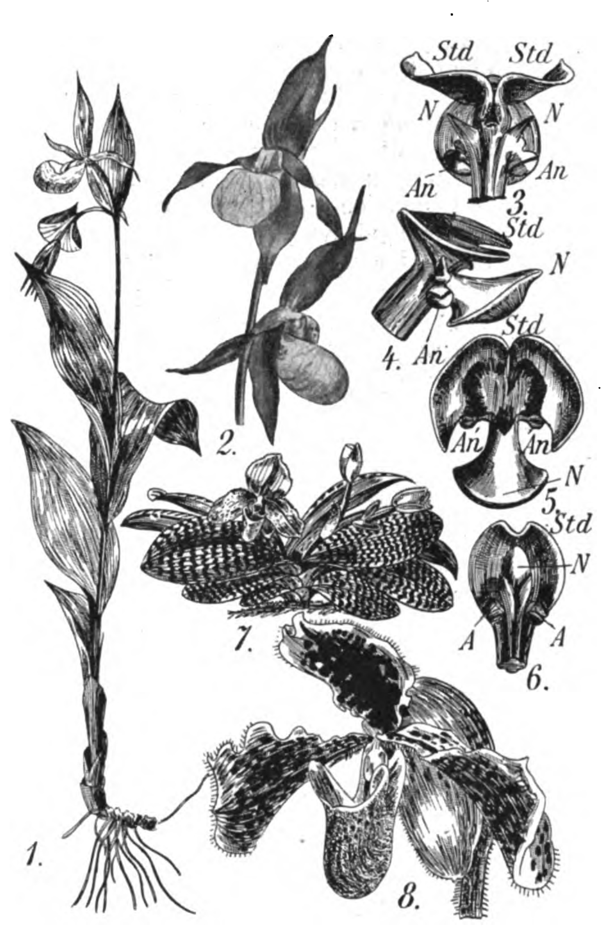


Fig. 589. 1, 2 **Cypripedium Calceolus.** 1 Habitus. 2 Blüten. 3—5 **Paphiopedilum barbatum,** nach PFITZER. 3 Säule, von außen. 4 Dieselbe, von der Seite. 5 Dieselbe, von oben gesehen. An Antheren, Std Staminodien, N Narbenfläche. 6 P. **insigne**, nach PFITZER. Säule, von innen her gesehen. A Antheren. 7, 8 nach PFITZER. 7 **Concolor stabilus.** 8 P. **Boxallii** BLUTA.

Während die *Pleonandrae* im ganzen nur etwa 50 Arten aufzuweisen haben, kommt der Rest der 10 000 auf die *Monandrae.* Von diesen sind nur die *Ophrydinae* mit den Gattungen *Ophrys, Comperia, Orchis, Serapias, Aceras, Himantoglossum, Anacamptis, Chamaeorchis, Herminium, Coeloglossum, Nigritella, Gymnadenia, Ponerorchis, Stenoglottis, Holothrix, Arnottia, Platanthera, Bicornella, Scopularia, Huttonaea, Bartholina, Derömeria, Perularia, Neotinea, Diplomeris, Cynosorchis, Habenaria, Montolivaea, Barlaea, Roeperocharis, Pachites, Forficaria, Brachycorythis, Satyrium, Schizochilus, Platycoryne, Schizodium, Brownleea, Disa,*

Herschelia, Monadenia, Disperis, Pterygodium, Ceratandra und *Corycium*, d. h. also mit 45 Gattungen, basiton, während alle übrigen *Orchideen* mit insgesamt etwa 360 Gattungen acroton sind. Von unseren einheimischen *Orchideen* sind aber gerade die häufigsten acroton, nur *Cephalanthera, Epipactis, Spiranthes, Listera, Neottia, Goodyera, Sturmia* und *Malaxis* sind basiton. Unter unseren einheimischen Orchideen sind fast alle resupinat (Drehung der Blüte um 180°), *Sturmia* dreht aber gar nicht, hat also das Labellum in der ursprünglichen Stellung, während bei *Malaxis paludosa* die Drehung 360° beträgt, die Lippe also auf einem Umweg wieder die ursprüngliche Stellung erreicht.

Der Blütenbau der *Monandrae* ist, wie wir aus den anfangs besprochenen Beispielen gesehen haben, sehr verschieden, darauf einzugehen, ist hier Platzmangels wegen unmöglich, nur mag hier noch zur leichten Orientierung bei den einheimischen Orchideen die Blüte von *Orchis* abgebildet werden.

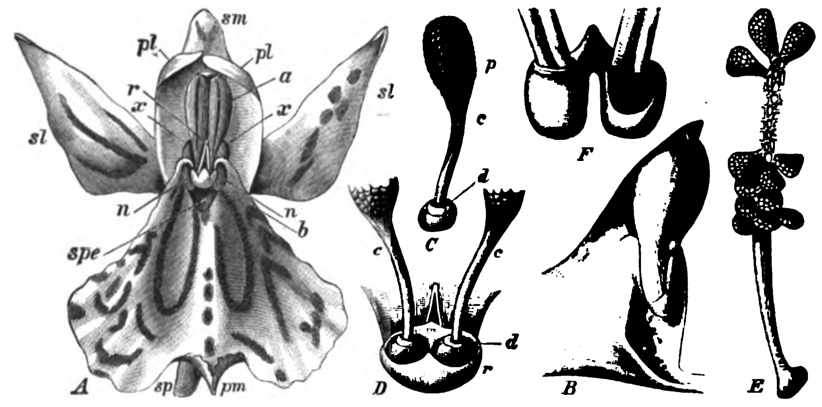


Fig. 590. Orchis-Blüten. A Orchis maculata, Blüte von vorne gesehen, nach PFITZER. a Antheren, b Beutelchen, n Narben, x Staminodien (Säulenöhrchen), sp Sporn der Lippe, spe Sporneingang, sm, sl, sl Kelchblätter, pl, pl, pm Kronblätter, r Rostellum (Schnäbelchen). B—E Blütenteile von Orchis mascula, B, E nach NEES, A, B nach ESENBECK, C, D nach DARWIN. B Säule, von der Seite gesehen. C Ein Pollinarium mit den Massulae (p) der Pollenkörner, der Caudicula (c) und der Klebmasse (d). D Die Caudiculae und das Beutelchen (r) von vorne gesehen; die Klebmassen liegen innerhalb des Beutelchens, dessen Rand hier herabgedrückt ist. E Ein Pollinarium, stark vergrößert, mehrere Massulae sind abgenommen. F Ophrys aranifera, nach PFITZER, Rostellum und Grund der Beutelfächer, rechts mit durchscheinender Klebmasse.

Eine eigentümliche Bestäubungsvorrichtung bieten diejenigen *Orchideen*, deren Labellum reizbar ist. Als Beispiel mag hier *Pterostylis* an der Hand von SARGENT, Notes on the Life-History of Pterostylis, Ann. of Bot., 1909, p. 265 ff., besprochen werden. Bei *P. reflexa* (Fig. 591), welche als Typus gelten mag, bilden das vordere Sepalum und die Petala zusammen einen Helm, und die Petala sind mit diesem Sepalum in schönster Weise verschränkt, indem die Ränder des Sepalums scharf nach innen gebogen sind und diese Umbiegung so genau in eine Rinne des Petalums (p) paßt, daß sie ohne Zerreißung nicht zu trennen sind. Die lateralen Sepala sind, von der Basis anfangend, über den größten Teil ihrer Länge vereinigt, ihre freien divergierenden Spitzen enden in langen, fadenförmigen Antennen.

Die lateralen Sepala bilden also das Visier des Helmes. Das Labellum ist lang, schmal-lanzeolat, und hat unten einen dünnen, streifen-

förmigen Appendix, welcher in einigen bartartigen Haaren endet. Die Columella ist eine schwach gebogene, fleischige Säule und wird ganz vom Helm eingeschlossen, etwa in halber Höhe trägt sie zwei klebrige, oblonge Polster, die Stigmata. Etwas oberhalb dieser Stigmata trägt sie zwei große laterale Flügel, welche gebogen sind, so daß ihre Ränder sich vor der Columella fast begegnen. So wird ein Bogenweg gebildet vor der Columella, indem die unteren Lappen sich so nach außen biegen, daß sie die Seiten der Galea berühren. So wird der Helm in eine obere und eine untere Kammer geteilt, welche nur durch einen schmalen Tunnel zwischen den Columellaflügeln miteinander verbunden sind. Eine nach innen gerichtete Falte an jeder Seite

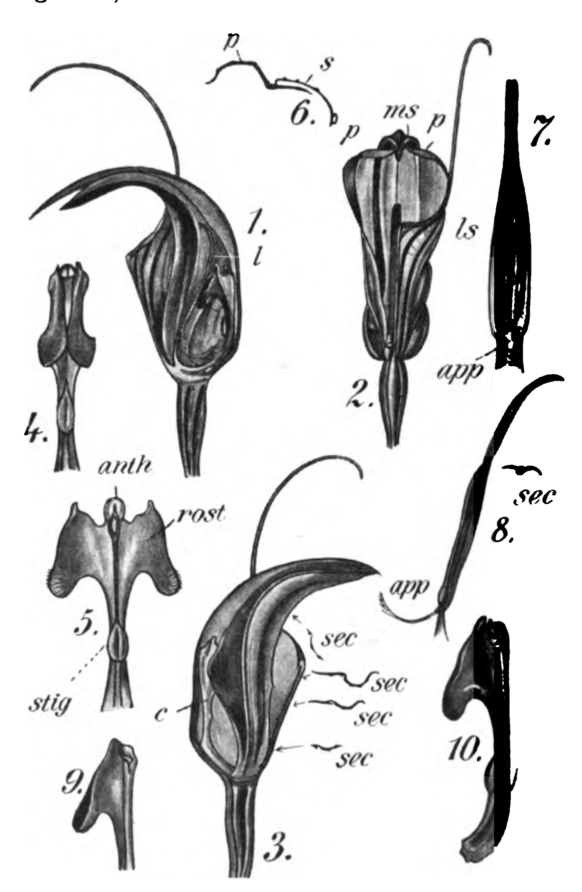


Fig. 591. Pterostylis reflexa, nach SARGENT. 1 Seitenansicht der Blüte nach Entfernung eines Sepalums, eines Petalums und eines Teiles des Helmes. l Das Labellum in zugeschlagener Stellung, unten dessen Appendix sichtbar. 2 Vorderansicht der Blüte nach Entfernung eines Sepalums. p, p Laterale Petala, ms medianes Sepalum (die 3 zusammen den Helm bildend), ls laterales Sepalum. 3 Seitenansicht, ein Petalum zeigend, ein Sepalum und ein Teil des Helmes entfernt. c Columella. Querschnitte des Petalums in verschiedener Höhe sind rechts abgebildet. 4 Vorderansicht der Columella. 5 Columella (die Flügel ausgebreitet). anth Anthere, rost Rostellum, stig Stigma. 6 Schnitt, die Verschränkung eines Petalums mit dem Helme zeigend. 7 Labellum von innen gesehen. app Appendix. 8 Labellum von der Seite gesehen. app Appendix. Rechts Querschnitt durch die Spreite. 9 Spitze der Columella und ein Flügel. 10 Seitenansicht der Columella.

des Helmes verengert den Eingang in die untere Kammer bedeutend; das Labellum paßt ziemlich genau in diesen Eingang (Fig. 591, l).

Wenn die Blüte geöffnet ist, biegt sich das Labellum nach vorne, und ein Insekt, das hineinkriecht, erreicht bald den Appendix. Wie gering nun auch das Gewicht der Besucher — einer bestimmten Fliegenart — sein mag, so genügt eine Berührung des Appendix, um das Labellum plötzlich zuzuschlagen. Die Fliege ist nun in der unteren Helmkammer und muß dort bleiben, bis das Labellum sich von selbst wieder öffnet, was in etwa $^1/_2$ Stunde geschieht, oder aber sie muß durch den Tunnel nach oben kriechen, in letzterem Falle berührt sie erst die klebrigen Narben, an welchen sie bereits von ihr gesammelten Pollen ab-

streicht, und dann die Pollinien, welche sich oben am Rostellum befinden; sie wird also von neuem mit Pollen beladen. Die Blüte scheidet ein Sekret aus, das von den Fliegen abgeleckt wird, und an dem sie sich leidenschaftlich betäuben, so daß sie oft sitzen bleiben, bis das Labellum sich von selbst wieder geöffnet hat; in letzterem Falle nützt natürlich der ganze Apparat nichts; daß er aber meistens gut arbeitet, zeigt die hohe Zahl der bestäubten Blüten. Für näheres muß auf die Arbeit selber verwiesen werden.

Bei einigen wenigen *Orchideen* ist Dimorphismus der Blüten bekannt, am auffallendsten bei *Catasetum*, wo die 3 verschiedenen Blütenformen einer und derselben Pflanze als ebensoviele Gattungen unter dem Namen *Catasetum*, *Myanthus* und *Monachanthus* beschrieben wurden. Die biologische Bedeutung war weder bei dieser, noch bei anderen *Orchideen*-Arten mit dimorphen Blüten bekannt. Gelöst ist die Frage auch jetzt noch nicht, wahrscheinlich aber hat bei *Renanthera Lowii* WINKLER das Richtige getroffen. Bei dieser Art, welche aus Borneo stammt, werden bis 4 m lange, herabhängende Infloreszenzen gebildet, welche viele Blüten tragen. WINKLER konnte die Pflanze nicht in ihrer Heimat, sondern nur im botanischen Garten in Buitenzorg beobachten; die längsten Infloreszenzen erreichten 290 cm, ihre größte Blütenzahl war 38, und diese waren durch Internodien von 5—6 cm Länge voneinander getrennt. Zwischen den beiden obersten Blüten (morphologisch also der Basis der Infloreszenz am nächsten) war ein Abstand von 5,6 cm; zwischen der zweiten und dritten ein solcher von 17 cm. Es ist durchaus die Regel, daß zwischen die beiden oberen und die Mehrzahl der unteren Blüten ein erheblich längeres Internodium eingeschoben ist als zwischen je 2 der anderen Blumen; und nun weichen die 2 oberen Blüten, wie bekannt, von allen anderen durch Form und Färbung ab. Bei den beiden oberen sind, wie nebenstehende, nach WINKLER nicht ganz exakte Fig. 592 zeigt, die Petala breiter und kürzer als bei den anderen, ihre Grundfarbe ist ein lebhaftes Schwefelgelb, in das rote Tupfen eingestreut sind, während die weißlichgelbe Grundfarbe der anderen Blüten unter zahlreichen braunen Tupfen fast verschwindet. Die Stellung aller Teile ist bei beiden Blütenformen dieselbe, und das Labellum ist in Bau, Färbung und Größe ebenfalls bei beiden Blütenformen völlig gleich; ebenso sind es die Sexualorgane.



Fig. 592. Renanthera Lowii RCHB. fil. A Basis des herabhängenden Blütenstandes mit dimorphen Blüten. B Säule und Lippe. C Pollinarium (nach Revue horticole).

WINKLER entdeckte aber, daß nur die beiden abweichenden Blüten sehr stark duften, die anderen gänzlich duftlos sind, und so kam er auf den Gedanken, daß die abweichenden Blüten in erster Linie die Anlockung der Bestäubungsvermittler auch für die anderen Blüten mit zu besorgen haben, daß also zwischen den beiden Blütenformen dieser

Renanthera in biologischer Hinsicht ähnliche Beziehungen bestehen, wie etwa zwischen den Rand- und Scheibenblüten bei vielen *Compositen.* Nur mußte er es dahingestellt sein lassen, ob der Duft oder die Farbe das Hauptmittel der Anlockung darstellt, denn da in Buitenzorg die Besucher fehlten, so setzte keine einzige Blüte spontan Frucht an. Daß aber die beiden abweichenden Blüten als Anlockungsapparat recht gut Dienst tun können, geht aus der Beobachtung Winklers hervor, daß, während die anderen Blüten nach einigen Tagen (7, 11 oder 13 je nach dem Exemplare) welkten, die beiden abweichenden wochenlang frisch bleiben, wenn auch die letzte gewöhnliche Blüte schon verwelkt ist.

Ganz interessant ist der Fall, daß bei gewissen sonst lateral blühenden *Orchideen* terminal blühende Exemplare auftreten können, um so mehr, als diese Merkmale von Pfitzer systematisch verwendet wurden, als er seine *Acrotonae* in die beiden Gruppen der *Acranthae* mit terminalen und der *Pleuranthae* mit lateralen Blütenständen einteilt. „Zwar“, sagt Smith in den Ann. d. Jardin bot. de Buitenzorg, 3me Suppl., 1910, p. 117, dem folgendes entliehen ist, „sind diese beiden Gruppen nicht völlig scharf begrenzt, da zumal die *Podochilinae*, namentlich die Gattungen *Podochilus* und *Appendicula,* neben lateralen häufig auch terminale Blütenstände besitzen; im allgemeinen haben wir jedoch mit einem durchgreifenden Merkmal zu tun.“

Schon waren einige Fälle bekannt, in denen terminale Blütenstände bei sonst lateral blühenden Arten auftreten, aber über die Konstanz dieser Eigentümlichkeit war bisher nichts bekannt. Smith beobachtete terminal blühende Exemplare von *Grammatophyllum speciosum* Bl. und *Calanthe triplicata* und fand, daß dieses Merkmal für die betreffenden Exemplare konstant war. Die Habitusänderung ist zumal bei *Grammatophyllum* so groß, daß nur eine genaue Untersuchung die Artzugehörigkeit der abnormen Exemplare festzustellen vermag. Die *Orchideen* eignen sich besonders zur Untersuchung der mannigfachen Veränderungen, die an den Blütenteilen der *Angiospermen* mit Ausnahme des Fruchtknotens infolge der Bestäubung erfolgen, und die man als induzierte Postflorationsvorgänge bezeichnen kann. Ihre Abhängigkeit von den auslösenden Faktoren und deren Beziehungen zueinander aufzudecken, wurde zuerst von Fitting in seinen Aufsätzen in der Bot. Zeitschr. 1909 und 1910 versucht. Ihm sei folgendes entlehnt:

„Die Blütendauer unbestäubter Blüten ist recht verschieden. Neben solchen Formen, deren Blüten ephemer sind (ausgesprochen bei dem periodisch blühenden *Dendrobium crumenatum* Sw.) oder nur wenige Tage geöffnet bleiben (z. B. bei vielen *Stanhopea*- und *Coelogyne*-Arten, kennen wir aus den Tropen viele Arten, bei denen sich die Blüten einen bis zwei oder gar 3 Monate halten. So beträgt die Blütendauer z. B. bei *Phalaenopsis violacea* ungefähr einen Monat; bei *Rhynchostylis retusa* Bl. und bei *Phalaenopsis amabilis* etwas länger als einen Monat. . . . . Die unbestäubte Blüte beschließt ihr Leben in verschiedener Weise. Entweder sie fällt ohne irgendwelche vorherige Veränderung samt dem Fruchtknoten in frischem Zustande ab, z. B. *Liparis latifolia* Lindl. . . . . Bei den meisten Arten aber pflegen dem Abfalle typische Verfärbungs- und Welkerscheinungen des Perianths, des Gynostemiums und des Fruchtknotens vorauszugehen. Diese Vorgänge vollziehen sich im Laufe mehrerer Tage bis zu einer Woche.“

„Das Welken beginnt bei vielen, doch längst nicht allen Formen mit einer mehr oder weniger vollständigen Schließbewegung des Peri-

anths. Vollständig schließen die Blüten bei *Phalaenopsis amabilis, Ph. violacea* und anderen, *Dendrobium superbum* RCHB. fil., *Coelogyne asperata* LINDL., *Cattleya Bowringiana* HORT. und anderen, *Spathaglottis filuata* BL.; unvollständig bei *Rhynchostylis retusa* BL., *Trichoglottis geminata* J. J. S., *Vanda tricolor* LINDL., *Saccolabium Beuracia* E. CONNELL; sehr wenig bei *Aerides odoratum* LINDL.; gar nicht bei *Oncidium incurvum* WIEG. und bei *O. flexuosum* E. CORNELL."

Dieses Schließen geschieht bei manchen Formen sehr rasch, bei *Ph. amabilis* schon innerhalb 12 Stunden, während die Blüten von *Ph. violacea* dazu etwa eine Woche brauchen.

Durch die Bestäubung und ihre Folgen werden manche Veränderungen induziert, welche FITTING in seinem zweiten Aufsatze in folgender Weise zusammenfaßt:

A. Im Perianth.

1. Verkürzung der autonomen Lebensdauer.
   a) Sehr unauffällig und unbedeutend, z. B. bei einheimischen *Orchis-Gymnadenia*-Arten und anderen.
   b) Sehr auffällig und bedeutend, z. B. bei *Phalaenopsis amabilis, Rhynchostylis retusa, Cattleya* und anderen.
   Dem Welkvorgang geht voran:
      α) ausschließlich die Verfärbung der Krone, z. B. bei *Odontoglossum crispum, Aerides odoratum* und vielen anderen,
      β) eine mehr oder weniger vollständige Schließbewegung und danach Verfärbung, z. B. bei *Phalaenopsis amabilis, Cattleya Trianaei, Epidendrum ciliare* und anderen.
2. Verlängerung der autonomen Lebensdauer, und zwar
   a) ohne sonstige Veränderung, z. B. bei *Anguloa uniflora, Lycaste Skinneri,*
   b) nach zuvoriger geringerer oder größerer Schließbewegung, z. B. *Zygopetalum Mackaii, Listera ovata,*
   c) verbunden mit Vergrünung ohne sonstige Veränderungen, z. B. *Cleisostoma Koordersii,*
   d) mit Vergrünung nach zuvoriger Schließbewegung und Vergilbung, z. B. *Phalaenopsis cornu cervi, Epidendrum macrochilum,*
   e) mit Vergrünung nach zuvoriger Schließbewegung und Vergilbung und mit Verschwellung der basalen Kronblatteile (Beispiel: *Promenaea*, vergl. BEER, Beitr. z. Morphol. u. Biol. der Orchideen, Wien 1863),
   f) mit Vergrünung, nach zuvoriger Schließbewegung, Vergilbung und nach dem Beginne des Welkens, so *Phalaenopsis violacea.*
3. Teils Verkürzung, teils Verlängerung der antonomen Lebensdauer. *Phalaenopsis amabilis*: der größte Teil der Kronenblätter welkt einige Tage nach der Bestäubung; die ganz basalen Teile verschwellen, vergrünen und bleiben länger als autonom am Leben.

B. Im Gynostemium.

1. Keine auffällige Veränderung, z. B. deutsche *Orchideen.*
2. Verschwellung des Gynostemiums ohne Narbenverschluß, aber verbunden mit Vergrünung und Verlängerung der autonomen Lebensdauer, z. B. die *Cattleya*-Arten.

3. Verschwellung mit Narbenverschluß, Vergrünung und Verlängerung der autonomen Lebensdauer, so die Mehrzahl der tropischen *Orchideen*.

C. Im Fruchtknoten.

Verlängerung der autonomen Lebensdauer mit Verschwellung und Vergrünung, bei allen beobachteten Formen.

Fitting stellte nun fest, daß es sich bei allen diesen Veränderungen immer um dieselben und zwar höchstens 6 Prozesse handelt, nämlich 1) Verkürzung, 2) Verlängerung der autonomen Lebensdauer, 3) Schließbewegungen, 4) Verschwellungsvorgänge, 5) Verfärbung und 6) Vergrünung.

Von diesen kann der ungekeimte Pollen, und zwar eine chemische, den Pollenkörnern äußerlich anhaftende, in Alkohol und Wasser lösliche Substanz, nur 4 auslösen, nämlich die Verkürzung der autonomen Lebensdauer, die Schließbewegungen, die Verschwellungsvorgänge und die Verfärbung (Vergilbung), hingegen können die Pollenschläuche (auch nachdem die dem Pollen äußerlich anhaftende chemische Substanz entfernt ist) außer diesen 4 Teilvorgängen auch noch die Verlängerung der autonomen Lebensdauer und die Vergrünung auslösen. Für Einzelheiten muß auf die interessante Arbeit Fittings verwiesen werden, nur seien hier noch gewisse *Orchideen* erwähnt, welche nützlich sind, wenn man große Mengen von Pollenschläuchen erhalten will. Schneidet man einige Tage nach der Bestäubung das Gynostemium, z. B. von *Cattleya Trianaei*, in der Mediane auseinander, so findet man den Griffelkanal erfüllt von einem zähen, 2—3 mm dicken, zylindrischen Strang untereinander verklebter Pollenschläuche, der sich von der Narbe bis tief in den Fruchtknoten hinein fortzieht, bei dieser Art in einer Länge von 6—8 cm! Nach Fitting macht es keine Schwierigkeiten, diesen Strang von Pollenschläuchen herauszupräparieren.

Bei den *Orchideen* ist der Embryosack in mancherlei Hinsicht interessant. Bei vielen ist er bis zur Befruchtung völlig normal. So bildet bei *Habenaria* (Brown, Bot. Gaz., 1909, Bd. 48, p. 241 f.) die Makrosporenmutterzelle 4 Makrosporen, von denen sich die untere zum gewöhnlichen 8-kernigen Embryosack entwickelt. Darin differenzieren sich dann 1 Ei, 2 Synergiden, 2 Polkerne und 3 bald verschwindende Antipoden.

Etwas anders liegt die Sache bei *Calopogon* (Miss Pace, Bot. Gaz., 1909, Vol. 48, p. 126 ff.). Hier unterbleibt öfters die Wandbildung zwischen den Mikrosporen, so daß 4 Mikrosporenkerne in einem Embryosack liegen; von diesen degenerieren aber 3, so daß schließlich doch nur einer übrig bleibt. Der Embryosack entwickelt sich dann weiter völlig normal, bildet zunächst 8 Kerne, und dann erfolgt Differenzierung in Eiapparat, Polkerne und Antipoden.

Anders bei *Cypripedium* (Miss Pace, Bot. Gaz., 1907, Vol. 44, p. 353 ff.). Die Makrosporenmutterzelle (hier wie bei *Habenaria* die unveränderte Archesporzelle) tritt in Synapsis ein und teilt sich in 2 Tochterzellen. Die obere wird von der unteren verdrängt, ohne meistens ihren Kern weiter zu teilen; die untere aber teilt zwar ihren Kern, bildet aber nie eine Wand zwischen den Teilungsprodukten. Diese 2 Kerne werden von Miss Pace für Makrosporenkerne gehalten, so daß ihrer Meinung nach hier der Embryosack von 2 Makrosporenkernen gebildet wird.

Meiner Meinung nach ist es wahrscheinlicher, daß die ersten Teilungsprodukte der Embryosackmutterzelle hier schon als Makrosporen zu betrachten sind, daß also statt 4 Makrosporen hier deren 2 gebildet werden, von denen die untere die obere verdrängt. Der Kern dieser meines Erachtens unteren Makrospore teilt sich nun 2mal, so daß der Embryosack nur 4 Kerne enthält, von denen einer zum Eikern, 2 zu Synergidenkernen und einer zum Polkern werden. In der Sprache von PORSCH wird hier also im Embryosack nur noch ein Archegon gebildet.

Bei allen 3 bisher besprochenen Gattungen, also bei *Habenaria*, bei *Calopogon* und bei *Cypripedium*, findet doppelte Befruchtung statt. Bei *Calopogon* und *Habenaria* völlig normal, bei *Cypripedium* aber wird der primäre Endospermkern gebildet durch die Fusion des Polarkerns mit einem Synergidenkern und einem ♂ Kern (Fig. 593, 9). Dieser Endospermkern kann sich 2mal teilen, so daß 4 Kerne gebildet werden (Fig. 593, 14), weiter geht aber die Entwickelung des Endosperms nicht, und diese Entwickelung des Endosperms ist für *Orchideen* sehr ausgiebig, denn meistens findet gar keine Endospermbildung statt. Als NAWASCHIN (Ber. D. Bot. Ges.) 1909 fand, daß bei *Phajus* und *Arundina* keine doppelte Befruchtung stattfindet und auch keine Verschmelzung der Polkerne, meinte er das Fehlen des Endosperms bei den *Orchideen* auf diesen Umstand zurückführen zu können, aber seitdem STRASBURGER (Bot. Ztg. 1900) gezeigt hat, daß bei *Orchis* und anderen doppelte Befruchtung stattfinden und Endospermbildung doch ausbleiben kann, ist diese Erklärung nicht mehr allgemein gültig. Bei *Habenaria*

Fig. 593. Cypripedium, nach Miss PACE. 1 Ovolum mit Makrosporenmutterzelle in Synapsis. 2 Teilung der Mutterzelle. 4—7 Kernteilungen in der untern Tochterzelle. 8 Vierkerniger Embryosack. S Synergiden, E Ei, P Polkern. 9 Befruchteter Embryosack. 10 Erste Teilung im Ei. 11 Aelteres Stadium. Pe Primärer Endospermkern. 12 Idem. 13 Sack mit Embryo und zweikernigem Endosperm (Ed). 14 Endosperm vierkernig. 15 Reifer Embryo.

konnte BROWN nicht nur die doppelte Befruchtung nachweisen, sondern auch sehen, daß der aus der dreifachen Fusion hervorgegangene primäre Endospermkern bald degeneriert, und daß sich infolgedessen kein Endosperm bilden kann.

Bevor wir nun die *Orchideen* verlassen, muß noch einiges über ihre Keimung gesagt werden.

Lange galt die Meinung, daß die Samen vieler *Orchideen* überhaupt nicht keimfähig wären. BERNARD und BURGEFF[1]) haben aber nachgewiesen, daß dazu bestimmte Pilze nötig sind, und jetzt werden schon in der Praxis diese Pilzkulturen zur Reizung der Keimung bei den *Orchideen* benutzt.

Um seine Versuche gut ausführen zu können, brauchte BERNARD natürlich in erster Linie reines Ausgangsmaterial. Um

reine *Orchideen*-Samen

zu erhalten, geht er in folgender Weise vor (Ann. d. Sc. Nat., T. 9, 1909, p. 182 ff.). Reife, aber noch nicht aufgesprungene *Orchideen*-Früchte werden, indem man sie am Stiele mit einer Pinzette anfaßt, schnell in Alkohol untergetaucht, bloß um sie damit zu befeuchten, und dann wird der Alkohol angezündet. Danach wird die Frucht in eine kleine sterilisierte Glasschale gelegt und mittels eines ausgeglühten Skalpells halbiert. Indem man eine Hälfte mit der Pinzette anfaßt, schüttelt man die Samen in ein großes sterilisiertes Reagenzrohr aus und verbreitet, indem man das Rohr zwischen den Fingern herumdreht, die Samen über die innere Fläche, an welcher sie ihrer Kleinheit wegen haften bleiben. Mit einem Wattepfropfen verschlossen bleiben die Samen in einem solchen Rohr trocken und dunkel aufbewahrt, bei *Cattleya*-Arten 6 oder mehr Monate gut, bei anderen Gattungen weniger lange. Aus einem solchen Rohre kann mittels eines ausgeglühten Platinstreifchens so lange Samen entnommen werden, als solcher überhaupt vorhanden ist.

Hat man später die Samen auf dem gleich zu beschreibenden Substrat ausgesät, so ist es schwer, die Kulturen rein zu halten, da sie jetzt natürlich im feuchten Gewächshause oder in ähnlicher Umgebung ans Licht gestellt werden müssen. Da wachsen nur zu leicht *Mucorineen* und ähnliche Pilze durch den feuchten Wattepfropfen hindurch in die Kulturen hinein und verderben diese. Kautschukkäppchen helfen wenig, aber Imprägnierung der Wattepfropfen mittels alkoholischen Silbernitrates erlaubte, die Kulturen oft ein Jahr oder länger rein zu halten.

Dazu mischt man 25 ccm einer 10-proz. wässerigen Lösung von Silbernitrat mit 475 ccm 95-proz. Alkohol. Damit werden 100 g Watte imbibiert und diese im Dunklen getrocknet. Aus dieser Watte werden die Pfropfen gemacht und diese einen Augenblick abgebrannt.

Die Anfertigung des

Kulturmediums.

Man zerteilt 60 g Salep (pulverisierte trockene *Ophrydeen*-Knollen) aus der Apotheke in 2 l Wasser in solcher Weise, daß sich keine Klumpen bilden, läßt dies in der Kälte 24 Stunden mazerieren und erhitzt es dann im Autoklaven bis 120°. Nach der Herausnahme aus dem Autoklaven fügt man so viel lauwarmes Wasser zu, als verdunstet

1) Soeben erscheint eine neue Arbeit dieses Autors: H. BURGEFF, Die Anzucht tropischer Orchideen aus Samen, Jena (Gustav Fischer) 1911, in welcher die Literatur nachzusehen ist.

ist. Die Quantität, welche man hinzufügen muß, läßt sich leicht bestimmen, wenn man den Kolben vor dem Hineinsetzen in den Autoklaven und nach der Herausnahme wiegt. Die noch lauwarme Flüssigkeit wird in ein Becherglas getan und am nächsten Morgen die obenstehende, etwas sirupartige ambrafarbige Flüssigkeit abgegossen. Diese etwa 3-proz. Lösung muß zur Aufbewahrung nochmals sterilisiert werden.

Auf die Konzentration kommt bei verschiedenen Kulturen viel an. Die Konzentration läßt sich durch Bestimmung des Koagulationspunktes herausfinden.

So findet man bei

40 Teilen Salep auf 1000 Teile Wasser den Koagulationspunkt bei − 0,12°,
30 „ „ „ 1000 „ „ „ „ „ − 0,09°,
20 „ „ „ 1000 „ „ „ „ „ − 0,06°.

Da die Koagulationstemperatur also ungefähr proportional dem Verdünnungsgrade ist, so genügt es, für jede Solution einmal die Konzentration durch Bestimmung des Koagulationspunktes zu erfahren, und man kann dann die Lösung beliebig verdünnen.

Die am häufigsten verwendete Konzentration war 3 pro 1000. Man kann zur Kultur nun Wattestreifen benutzen, welche man unten in das Dekokt eintauchen läßt (Fig. 594, 1) oder aber dem Dekokt 12 pro 1000 Agar-Agar (gélose) zufügen und dann mit schräger Oberfläche fest werden lassen (Fig. 594, 2). Erstere Methode eignet sich am besten für *Cypripedium, Phalaenopsis, Vanda,* letztere für *Cattleya* und Verwandten, sowie für *Odontoglossum.*

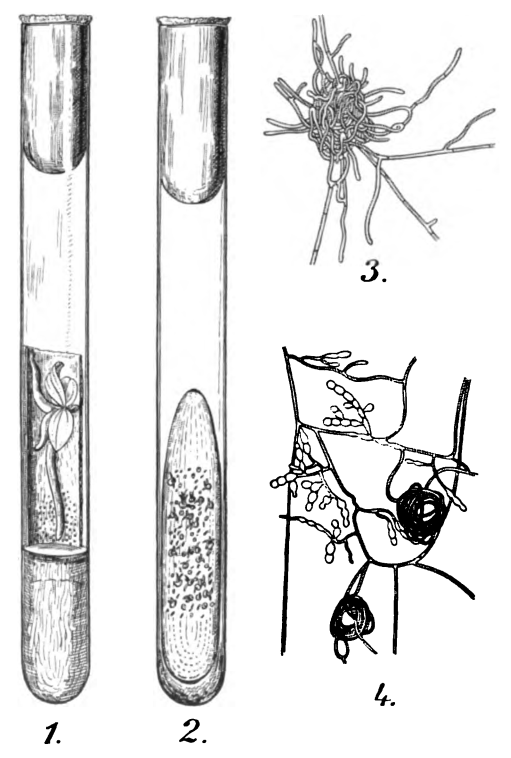


Fig. 594. Orchideen-Kulturen nach BERNARD. 1 Phalaenopsis. $1^1/_2$-jähriges Pflänzchen auf einem Wattestreifen, welcher unten in die Kulturflüssigkeit taucht. Unten auf dem Wattestreifen kleine Sklerotien von Rhizoctonia mucoroides, in der Flüssigkeit das Mycel dieses Pilzes. 2 Sämlinge von Cattleya auf einem Agarstücke. 3 Hyphenknäuel aus einer Phalaenopsis-Wurzel in einer feuchten Kammer auswachsend. 4 Teil eines Myceliums von Rhizoctonia repens in Reinkultur auf Agar gewachsen.

Die Beschaffung des Pilzes

ist die schwierigste Aufgabe. Man entnimmt ihn den Wurzeln der betreffenden Art. Wenn diese eine Wurzelhaube haben, ist es am besten, sie mit einem sterilisierten Skalpell und ebensolcher Pinzette abzunehmen; es bleibt dann eine reine Wurzelspitze übrig. Fehlt diese, so schüttelt man das Wurzelstück heftig einige Augenblicke in einem steri-

lisierten Reagenzrohre mit Wasser und feinem Sande, nachdem man es mit einem unten abgebrannten Korke verschlossen hat.

Die gereinigte Wurzel wird in sterilisiertes Hollundermark eingeklemmt, mittels eines mit Alkohol benetzten Rasiermessers abgetrennt und dann in sterilisiertem, abgekühltem Wasser in Längsschnitte zerlegt. Diese werden in sterilisiertes Salepdekokt gebracht, mittels sterilisierter Nadeln ein Pilzknäuel aus einer infizierten Zelle entnommen und damit entweder ein agarisiertes Salepdekokt in 1-proz. Konzentration oder Mohrrüben oder irgendein anderes für Pilzkulturen geeignetes Substrat geimpft.

Leichter ist es aber, nicht einen einzelnen Pilzknäuel herauszupräparieren, sondern einen Längsschnitt, der mehrere Knäuel enthält, auf das Kulturmedium zu legen. Zwar hat man dann mehr Chancen auf Verunreinigung durch Bakterien, aber das Mycel wächst bald an den Bakterien vorüber, der bakterienfreie Rand kann dann zur Weiterkultur benutzt werden.

Das leichteste Objekt für jemanden, der einen Versuch machen will, bilden die großen Wurzeln von *Vanda tricolor*. Auf Längsschnitten sieht man die orangefarbenen Infektionsstellen mit dem unbewaffneten Auge, und das Mycel des betreffenden Pilzes, *Rhizoctonia mucoroides*, wächst sehr leicht, so daß der Versuch fast immer gelingt. Manche Arten bieten weit größere Schwierigkeiten, und bei einigen *Orchideen*-Arten gelangte auch BERNARD nicht zum Ziel.

Die aufgefundenen Pilze

bringt BERNARD zur „Gattung“ *Rhizoctonia*, welche wahrscheinlich in den Entwickelungsgang eines *Hypochnus* (*Basidiomycetes*) gehört. Auf etwa 20 *Orchideen*-Arten erhielt BERNARD 3 Arten, *Rhizoctonia repens*, *Rh. mucoroides* nnd *Rh. lanuginosa*.

Die Symbiose mit dem Pilze

ist bei verschiedenen Arten sehr verschieden. — Bei *Bletilla hyacinthina*, einer niedrigen *Monandre* aus Japan und China, ist die Symbiose unterbrochen. Jedes Jahr stirbt die Pflanze bis auf das Rhizom ab, und dann werden die Wurzeln vorübergehend infiziert. Die Samen gelangen auch ohne den Pilz zur Keimung, bleiben dann aber dünn und schlecht entwickelt, mit dem Pilze bilden sie die kleine knollenförmige Anschwellung, welche TREUB Protocorm nannte.

Die *Cattleyeae* keimen ohne Pilz nicht weiter, als daß sich der Embryo in ein grünes Kügelchen verwandeln kann, mit dem Pilze bildet sich ein Protocorm. Die *Sarcanthineae (Phalaenopsis, Vanda* und *Taeniophyllum)* verhalten sich ähnlich. Bei keinen von diesen ist aber die Symbiose durch die einmalige Infektion des Sämlings gesichert, sondern bleibt nur bestehen durch die wiederholte Infizierung der mehrere Jahre lebenden Wurzeln.

Die *Cypripedieen* und *Ophrydeen* keimen nur in Gegenwart des Pilzes, und die einmalige Infektion genügt für das ganze Leben; so auch bei *Neottia*, wo sich das Mycel, wenn es in den keimenden Embryo eingedrungen ist, in dem ganzen Rhizom verbreitet.

Von den 3 *Rhizoctonia*-Arten genügt *Rh. repens* den meisten *Orchideen*, *Rh. lanuginosa* und *Rh. mucoroides* werden von den höchstentwickelten *Orchideen* verlangt.

Der Pilz verliert bei Kultur außerhalb der *Orchideen* in 2 oder 3 Jahren jedes Infektionsvermögen; auch verschiedene Jahre scheinen einen Einfluß auszuüben. So wirkten *Rh. repens*-Kulturen, die 1903 erhalten wurden, gut, sowohl im Laboratorium, wie bei den Züchtern, auf *Cypripedium* und *Cattleyeae*, während die von 1905 und 1906 schlecht oder ganz wirkungslos waren.

Auf viele, sehr viele interessante Einzelheiten muß hier wegen Platzmangels verzichtet und in dieser Hinsicht auf die Arbeiten BERNARDS und BURGEFFS verwiesen werden.

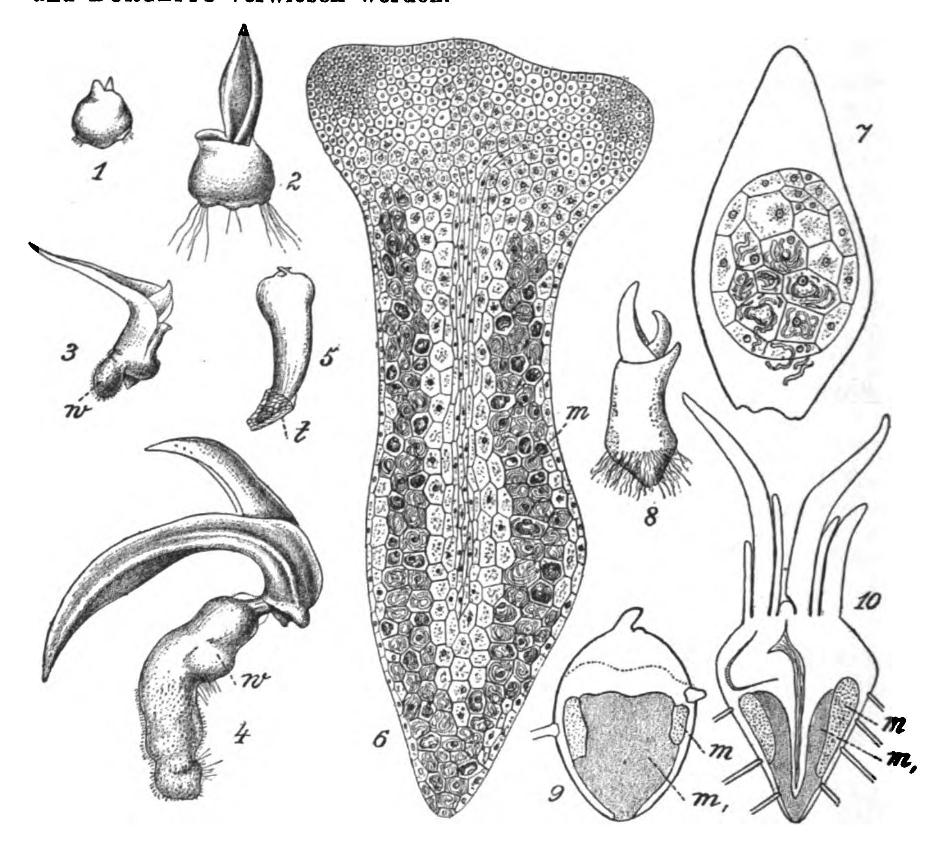
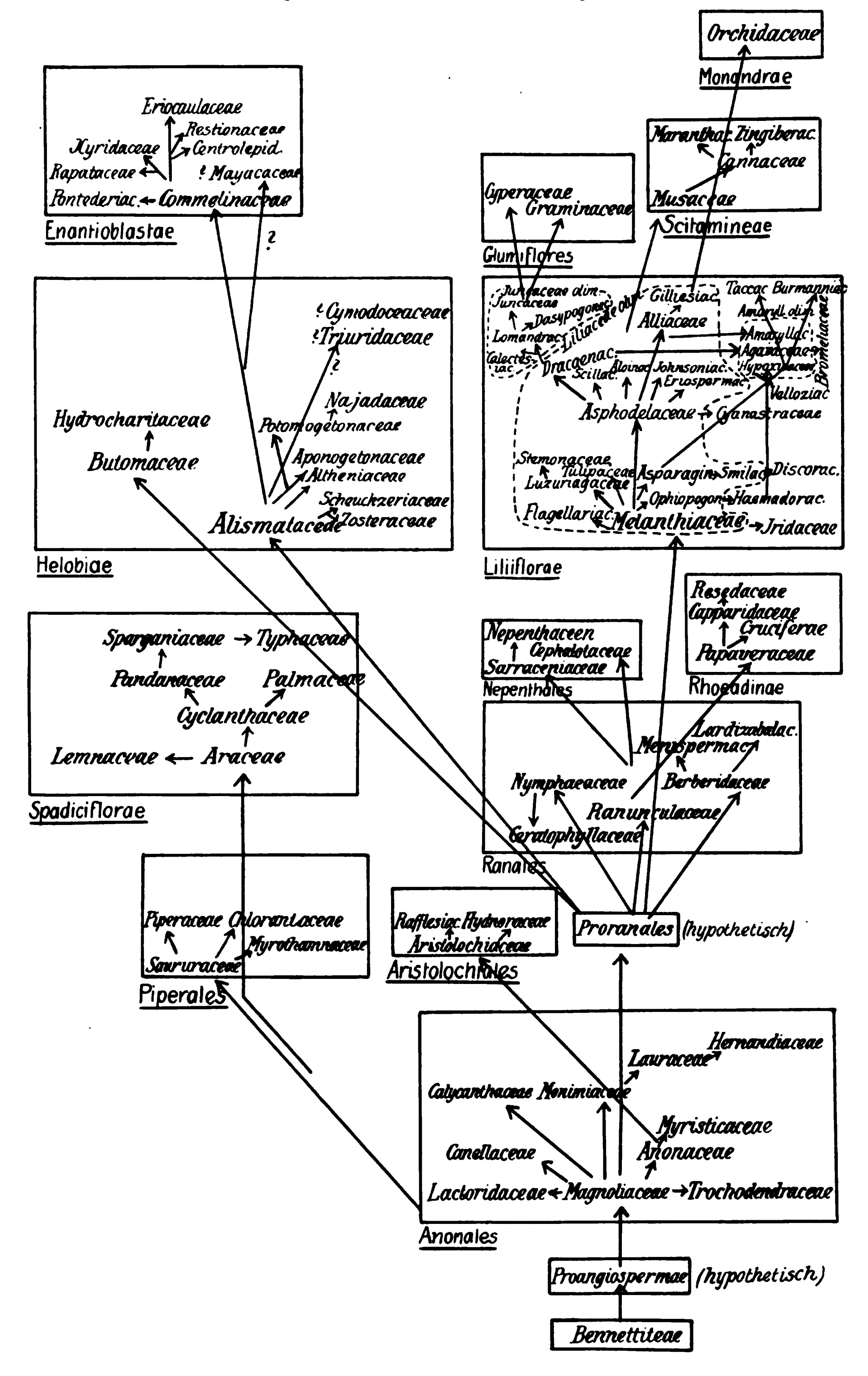


Fig. 595. Keimung der Orchideen. 1—4 nach v. WETTSTEIN. 5—10 nach BERNARD. 1 Keimling von Cattleya Bowringiana × maxima. 2 Derselbe in etwas späterem Stadium mit Hafthaaren und Plumula. 3 Keimling von C. Skinneri × Mossiae „Protocorm" mit Sproß und Wurzelanlage (w). 4 Aelteres Stadium. 5 „Protocorm" von Neottia Nidus-avis. t Samenschale. 6 Dasselbe vergrößert mit mycelführendem Gewebe m. 7 Beginnende Keimung von Neottia. 8—10 Keimlinge von Cypripedium. m, m_1 Mycelführendes Gewebe.

Die *Orchideen*-Keimlinge bilden bekanntlich erst Knöllchen, welche ich mit GOEBEL als ein Hypokotyl mit gehemmter Wurzelbildung betrachte. Diese *Orchideen*-Protocorme sind denen von *Lycopodium* oft recht ähnlich, wie untenstehende Figuren zeigen mögen.

So sind wir denn am Ende der Monokotylen angelangt, welche, wie wir sahen, zum Teil in den *Proranales,* zum Teil in dem Zweige, welcher die *Anonales* mit den *Piperales* verbindet, wurzeln, wie der Stammbaum

Proterogenes Hallier et Monocotyledones.



S. 863 angibt. Selbstverständlich will das nur sagen, daß meines Erachtens die Monokotylen biphyletisch aus dikotylenartigen Ahnen hervorgegangen sind, keineswegs hingegen, daß der Ursprung dieser zwei Zweige gerade dort liegt, wo sie im Stammbaum einsetzen, denn ebensowenig wie die jetzigen *Anonales* die Ahnen der jetzigen *Ranales* sind, ebensowenig sind sie die Ahnen der jetzigen Monokotylen.

Wenn man sagt, die *Ranales* stammen von *Anonales* her, so will man damit doch nur ausdrücken, daß unter den jetzt lebenden Pflanzen die *Anonales* den mutmaßlichen Ahnen der *Ranales* am ähnlichsten sehen.

So ist es auch mit den beiden Zweigen der Monokotylen; deren Abzweigung fand wahrscheinlich schon statt, bevor es *Anonales* gab, d. h. auf einem tieferen Niveau des Stammbaumes in ähnlicher Weise, wie im Stammbaum auf höherem Niveau angegeben.

Wie weit zurück diese Ausgangspunkte gelegen haben, vermag niemand zu sagen, so daß ich ganz damit einverstanden bin, wenn man den Ursprung der Monokotylen viel weiter zurückverlegen will, z. B. schon in die *Benettitales,* also sagt, Monokotylen und dikotyle *Angiospermen* seien aus dikotylen *Gymnospermen* hervorgegangen.

Von den auf S. 440 unter dem Namen *Polycarpicae* (*Proterogenen* HALLIERS) zusammengefaßten dikotylen Reihen bleiben nun noch einige zu besprechen, und zwar die *Aristolochiales,* die *Nepenthales,* die *Rhoeadinen* und die *Hamamelinen.*

Neunundzwanzigste Vorlesung.

Kehren wir also zu den Dikotylen zurück und fangen wir mit den

Aristolochialen

an. Zu diesen bringt HALLIER die *Aristolochiaceae*, die *Rafflesiaceae*, die *Hydnoraceae* und die *Balanophoraceae*. Er will die *Aristolochiaceen* von ausgestorbenen *Lardizabalaceen* ableiten, weil er Uebereinstimmung im Bau der Achse von *Aristolochia*, *Lardizabaleen*, *Menispermaceen*, *Clematis* usw. findet. WETTSTEIN drückt sich weniger bestimmt aus, indem er die *Aristolochiaceae* ohne nähere Präzisierung von den *Polycarpicae* herleitet; viel bestimmter möchte auch ich mich nicht ausdrücken; die offenbar auch bei den *Aristolochiaceen* überwiegende Dreizahl in der Blüte dürfte an einen Ursprung in der Nähe der *Anonaceen* denken lassen, bei denen ja auch schon eine Gattung, *Eupomatia*, einen unterständigen Fruchtknoten hat. Die *Aristolochiaceen* sind aber durch mancherlei Anpassungen stark abgeleitet, auch durch die oft ausgesprochene Zygomorphie, und bei den parasitischen *Rafflesiaceen*, *Hydnoraceen* und *Balanophoraceen* ist, zumal bei den letzteren, so starke Reduktion eingetreten, daß sich über ihre Verwandtschaft kaum etwas aussagen läßt. Die ganze Gruppe übt auf mich einen Einfluß, der mich immer drängt, sie mit den *Araceen* in Verbindung zu bringen, ohne daß ich jedoch sagen könnte, wie. Vorläufig scheint mir ihre Stellung noch sehr zweifelhaft.

Die

Aristolochiaceae

sind Kräuter oder Holzpflanzen (häufig windend) mit einfachen Blättern ohne Stipulae. Die Blüten sind zwitterig, bisweilen aktinomorph, meistens aber zygomorph. Das Perianth besteht aus 2 Kreisen oder ist einfach, dreizählig. Die Stamina bisweilen viele (bis 36), meistens aber 6, auch wohl 5, mit extrorsen Antheren, und oft sind Androeceum und Gynoeceum zu einem sogenannten Gynostemium verbunden. Der Fruchtknoten ist aus 6, selten 5 (verwachsenen) Karpellen gebildet und unterständig, meist 6-, selten 5-fächerig, und hat zahlreiche marginale oder parietale Ovula. Der Same hat Endosperm, die Frucht ist eine Kapsel.

Man kann die *Aristolochiaceae* in folgender Weise einteilen:

A. Blüten aktinomorph: *Asarum, Saruma, Thottea, Apama (Bragantia)*.
B. Blüten zygomorph: *Holostylis, Aristolochia*.

Von diesen ist *Saruma Henryi* aus China, die einzige Art dieser Gattung, mit ihrem doppelten Perianth und halbunterständigen Fruchtknoten noch etwas primitiver als *Asarum*, indem bei ihr noch eine Korolle vorhanden ist, welche bei *Asarum* gänzlich oder fast gänzlich fehlt; beide haben 12 Stamina, *Thottea* ist durch die größere Zahl der Stamina primitiver, hat aber schon einen ganz unterständigen Fruchtknoten, während bei *Asarum* noch halbunterständige neben unterständigen vorkommen, und *Apama (Bragantia)* ist in dieser aktinomorphen Gruppe am meisten abgeleitet, indem der Fruchtknoten stets unterständig ist und die Zahl der Stamina höchstens 12, sogar nur 6, betragen kann. Während diese alle, welche man ganz gut als *Asareae* den zygomorphen *Aristolochieen* gegenüberstellen kann, freie Stamina haben, sind die Stamina bei den *Aristolochieen* mit der Griffelsäule verwachsen. Wir wollen *Asarum* und *Aristolochia* als Beispiele wählen.

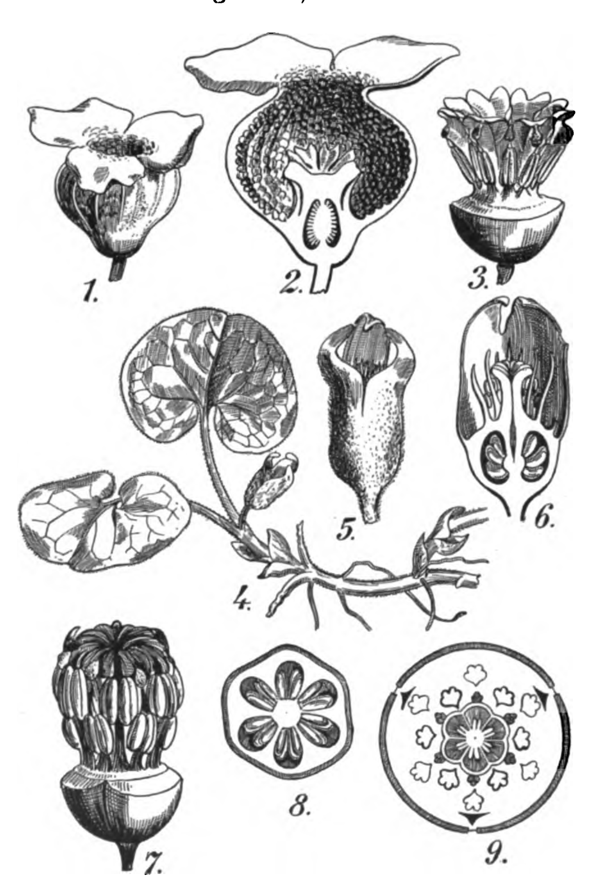


Fig. 596. **Asarum.** 1—3 A. (Heterotropa) Thunbergii, nach BAILLON. 1 Blüte. 2 Selbige halbiert. 3 Blüte nach Entfernung des Perianths. 4—9 Asarum europaeum, nach SOLEREDER und BAILLON. 4 Habitus. 5 Blüte. 6 Selbige halbiert. 7 Blüte nach Entfernung des Perianths. 8 Fruchtknoten quer durchschnitten. 9 Diagramm, nach EICHLER.

Asarum

hat eine 3-lappige, regelmäßige Blütenhülle mit unterständigem oder halbunterständigem Fruchtknoten. Dieser ist am meisten oberständig bei der Sektion *Heterotropa*, wozu *A. Thunbergii* gehört. Die Zahl der Stamina, welche frei sind, beträgt 12, und sie stehen in 2 Kreisen, der Fruchtknoten besteht meistens aus 6 Karpellen und ist 6-, selten 4-fächerig. Bei den Sektionen *Ceratasarum (A. arifolium, A. virginicum, A. variegatum)* und *Aschidasarum (A. elegans)* sind die 6 Griffel getrennt, bei den übrigen zu einer oben eine 6-strahlige Scheibe bildenden Griffelsäule vereinigt. Bisweilen finden sich abwechselnd mit den Blütenhüllblättern (Sepalen) 3 kleine Spitzchen als Reste einer Korolle. Die *Asarum*-Arten sind perennierende Kräuter mit schuppigen Niederblättern und langgestielten, nierenförmigen, herzförmigen oder fast pfeilförmigen Blättern und endständigen Blüten; 4 kommen in Nord-

amerika, 7 in Japan, 1 im Himalaya und 1 in Europa vor. Letztere, das *A. europaeum*, ist in Mitteldeutschland in Buchenwäldern, z. B. im Göttinger Wald, häufig; seine Stengel liegen dem Boden an, und seine lederigen, dunkelgrünen Blätter verbergen ganz die schwarzroten kleinen Blüten, welche sich oft fast ganz im Humus verbergen.

Aristolochia

ist *Asarum* in bezug auf den Fruchtknoten, der unterständig ist und stets eine Griffelsäule trägt, mit welcher die Stamina zu einem

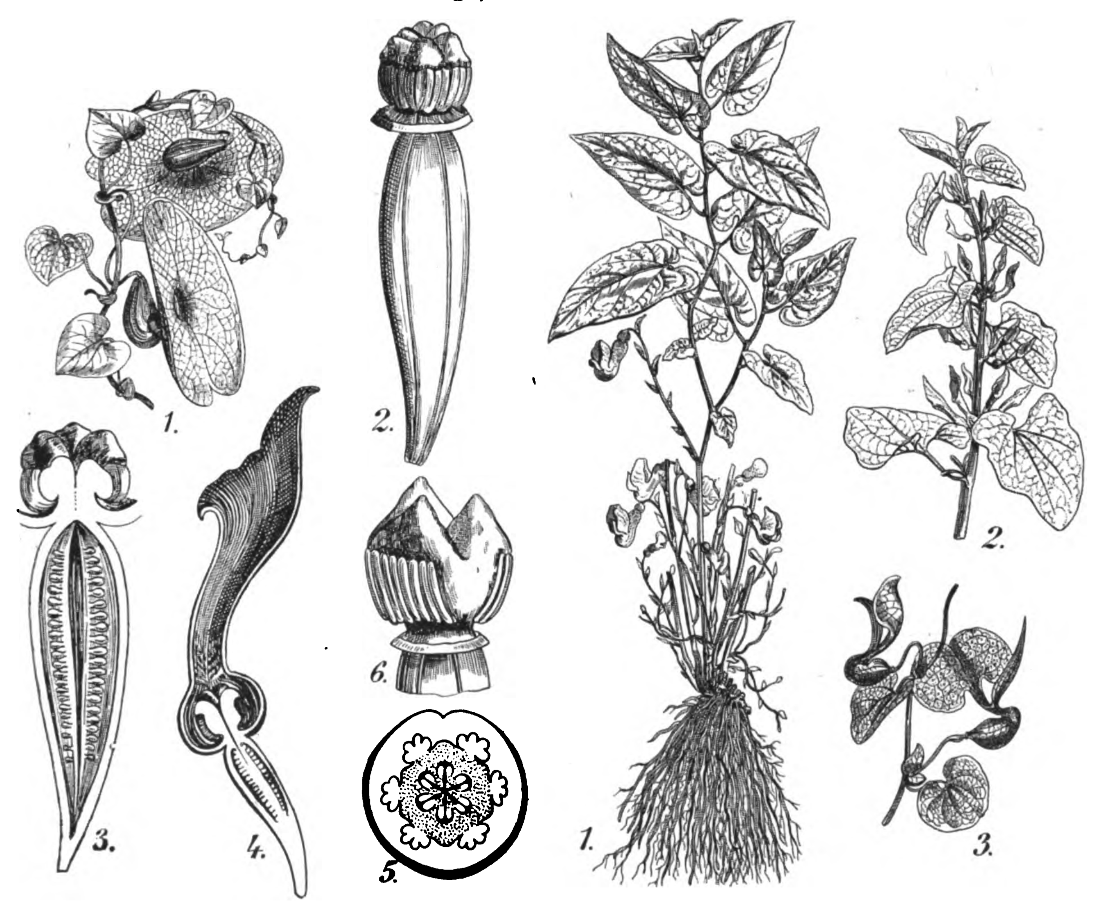


Fig. 597, 1—6. Fig. 598, 1—3.

Fig. 597. 1 Aristolochia gigantea, nach SOLEREDER. 2—5 A. clematitis, nach BAILLON. 2 Blüte nach Entfernung des Perianths. 3 Idem halbiert. 4 Blüte halbiert. 5 Blütendiagramm. 6 Gynostemium von A. sipho, nach BAILLON.

Fig. 598. 1 Aristolochia serpentaria, nach BAILLON. 2 A. clematitis, nach BAILLON. 3 A. brasiliensis, nach SOLEREDER.

Gynostemium verwachsen sind, sehr ähnlich, die Griffelsäule ist aber nicht immer 6-lappig, selten 5-, bei der Sektion *Siphisia* stets 3-lappig. Der große Unterschied von *Asarum* ist die eigentümliche, verwachsenblätterige, zygomorphe Blütenhülle, deren Röhre um den Sexualapparat

bauchig erweitert ist. An der Bedeutung nach einiger Zeit welkender Haare, welche Fliegen einige Zeit in der Röhre zurückhalten, sind von BURCK Zweifel ausgesprochen.

Es gehören hierher etwa 80, vielfach schlingende Arten, welche in den heißen und gemäßigten Gegenden der ganzen Erde verbreitet sind.

Die parasitische Familie der

Rafflesiaceae

wird, wie SOLMS sagt, samt den *Hydnoraceen* „fast allgemein an die *Aristolochiaceae* angeschlossen, mit denen sie ja in der Ausbildung der einfachen Blütenhülle und der zentralen Columna genitalis (Gynostemium) einige Uebereinstimmung zeigen. Ob dem aber reale Verwandtschaft zugrunde liegt, das wage ich nicht zu beurteilen“. Die *Rafflesiaceae* sind sämtlich chlorophyllfreie Parasiten auf holzigen Pflanzen, deren vegetative Gewebe thallus-ähnlich geworden sind, im Gewebe der Wirtspflanzen ganz verborgen leben, nur selten noch Gefäße enthalten und bis zu mycelähnlichen Fäden reduziert sein können. Die Blüten (resp. Infloreszenzen) werden im Innern der Nährpflanze angelegt und sind die einzigen Teile, welche hervorbrechen. An den Blütensprossen finden sich schuppenförmige Blätter. Die Blüten sind nur noch selten zwitterig, meistens unisexuell. Sie sind bei den einzelnen Gattungen sehr verschieden und werden wohl besser dort besprochen.

SOLMS teilt die Familie folgendermaßen ein:

A. Blüte terminal. Im Fruchtknoten zahlreiche als Interzellularräume mitten im geschlossenen Gewebe entstehende Spalten, an ihren Windungen die Ovula. Antheren zahlreich in einem Wirtel, mittels runder Poren geöffnet *Rafflesieae.*
Hierher: *Rafflesia, Sapria, Brugmansia* (*B. Zippelii* ist die einzige *Rafflesiacee,* bei der Zwitterblüten bekannt sind) und *Richthoffenia.*

B. Blüte terminal. Fruchtknoten 1-fächerig mit wandständigen Ovulis. Anthere 2- oder 3-kreisig, mit Querspalten geöffnet *Apodantheae.*
Hierher: *Apodanthes, Pilostyles.*

C. Traubige Infloreszenz. Antheren 1-kreisig, durch senkrechte Spalten geöffnet. Fruchtknoten mit 6—8 reich verzweigten, weit in das Innere vortretenden Placenten *Cytineae.*
Hierher: *Cytinus, Bdallophyton.*

Wir wollen die gesperrt gedruckten Gattungen besprechen und fangen dazu mit dem einzigen hermaphroditen Genus

Brugmansia

an. Ich halte mich dabei vorwiegend an HEINRICHER, Beiträge zur Kenntnis der Rafflesiaceae, Denkschr. Wiener Akad. d. Wiss., Bd. 68. 1906.

Zunächst beschreibt er eine von BAKHUIZEN VAN DEN BRINK gefundene, vermutlich neue Art auf *Cissus*-Wurzeln am Pangerango. Die Blüten hatten etwa 15 cm Durchmesser und etwa 15 Niederblätter, während die Zahl der Zipfel des einfachen Perigons bei einer Blüte 14, bei einer anderen 16 betrug. Die Blüten welken bald und ändern rasch die Farbe. Die im Knospenzustande eingeschlagenen Zipfel sind bei

jungen Blüten rein gelblichweiß, elfenbeinfarbig, dunkeln aber bald. Der Grund des Perigonbauches ist schmutzigweiß, jener der freien Perigonabschnitte hell fleischfarbig, aber überall gedeckt durch die langen, zimmetbraunen Haare. Den Perigonbauch durchziehen an der Innenseite etwa 60 braun gefärbte, radial nach außen verlaufende Linien, welche sich noch in die freien Perigonabschnitte verfolgen lassen. Zwischen diesen noch einzelne schwächere, welche noch innerhalb des Perigonalbauches endigen und vermutlich den Gefäßbündeln entsprechen. Nach jedem Winkel, der von je zweien der auseinandertretenden Perigonabschnitte gebildet wird, ziehen im Innern des Perigonbauches ziemlich stark hervortretende Wülste. An der rötlichweißen Außenseite des Perigons finden sich Grübchen (später braun werdend), in welchen je eine große Spaltöffnung liegt.



Fig. 599. Brugmansia, nach HEINRICHER. 1 Geöffnete Blüte und Knospe auf einer Cissuswurzel. 2 Geöffnete Blüte auf einer Cissuswurzel. 3 Blüte halbiert.

Im Innern finden wir eine Columna genitalis, welche oben eine kraterförmige Einsenkung hat. Die Ringzone um diese Einsenkung herum ist dunkelbraun, der Rest der Columna elfenbeinfarbig. Alle aufgefundenen Exemplare dieser vermutlich neuen Art, welche, falls sie wirklich neu ist, nach HEINRICHER *B. Bakhuizeni* heißen soll, waren zwitterig.

Bei *B. Zippelii* vom Salak hatte SOLMS außer zwitterigen schon durch Verkümmerung ♂ Blüten gefunden, und HEINRICHER fand unter ihm von TREUB überlassenen Material eine Blüte, die er für weiblich hält.

In den zwitterigen Blüten finden wir oberhalb des Antherenringes eine ringförmige Narbenfläche mit büschelig gestellten Narbenpapillen und oberhalb davon den Kraterrand; in den männlichen Blüten fehlt die Narbenfläche, und oberhalb des Antherenringes ist also nur der Krater der Columna genitalis vorhanden. In der von HEINRICHER als ♀ betrachteten Blüte waren die Antheren, wenn auch noch gut ausgebildet,

bedeutend kleiner, als sie auf dem Stadium, in welchem sich die Blüte befand, sein sollten. Der Antherenring besteht aus (nach **Blume**) 38—50 Antheren, **Heinricher** konnte in einem Falle 39 zählen. Jede Anthere hat 2 ungleiche Fächer, deren jedes sich mit eigenem, kreisförmigem Porus öffnet. Die frischen Blüten sind fast oder ganz geruchlos, ein Aasgeruch ist entschieden nicht vorhanden. Die Blüten entstehen innerhalb der Wurzel der Wirtspflanze und zersprengen deren Rinde, welche eine Art „Cupula" unter der Blüte bildet. Früchte scheint *B. Zippelii* nur selten zu bilden, die einzige bis jetzt bekannte Frucht wurde von **Heinricher** in ihm von **Treub** überlassenem Alkoholmaterial gefunden. Die Frucht war 5,5 cm hoch, bei etwa 4,4 cm Dicke, und sie ist der von *Rafflesia* sehr ähnlich, ebenso sind es auch die Samen.

Später hofft **Heinricher** noch Mitteilung über Anatomie, Samenentwickelung etc. zu geben.

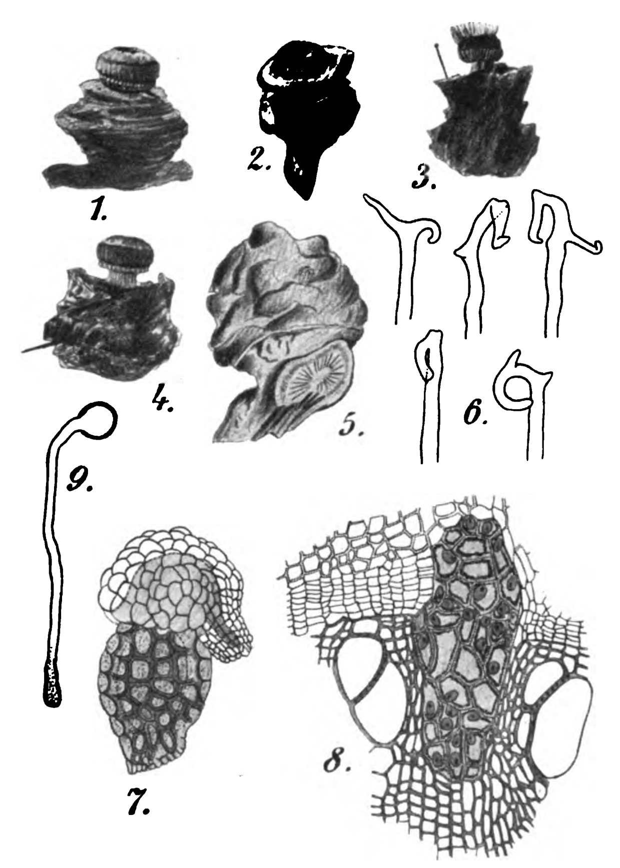


Fig. 600. Brugmansia, nach Heinricher. 1 Hermaphrodite Blüte. 2, 3 Männliche Blüten. 4 Weibliche Blüte. 5 Frucht. 6 Haare. 7 Same. 8 Mycelstrang im Holze des Wirtes. 9 Gekeimtes Pollen.

Betrachten wir jetzt

Rafflesia.

Wie bei *Brugmansia,* besteht der vegetative Teil der Pflanze aus unregelmäßigen, verzweigten, mycelartigen Strängen, welche in der Rinde von *Cissus*-Stämmen verlaufen und Senker in das Holz hineinschieben. Gefäße fehlen. Die Blütensprosse entstehen nach **Solms** im Inneren des Thallusgewebes und müssen also zunächst dieses und dann die Rinde der Wirtspflanze durchbrechen.

Die Blütenknospen, welche einem etwas verblaßten und bräunlich angehauchten Rotkohlkopf wenigstens nach den von mir lebendig gesehenen Exemplaren der *R. Patina* nicht unähnlich sehen, sind von 3 alternierenden 5-gliederigen Wirteln von Niederblättern geschützt und eingeschlechtlich.

Die Blüte von *Rafflesia* hat ein 5-lappiges, fleischiges, bisweilen riesiges (bei A. ARNOLDI hat die Blüte 1 m Durchmesser) einfaches Perianth.

Wir werden uns weiter an die Beschreibung der *R. Arnoldi* halten, welche von Dr. ARNOLD in Benkoelen auf Sumatra entdeckt wurde. In einem Briefe, den Sir STAMFORD RAFFLES nach Dr. ARNOLDS Tod fand, schrieb dieser: „But here (at Pulu Lebbar on the Manna River, two days yourney inland of Manna) I rejoice to tell you I happened to meet with what I consider as the greatest prodigy of the vegetable world. I had ventured some way from the party, when one of the malay servants come running to me with wonder in his eyes and said „Come with me Sir come! a flower, very large, beautiful, wonderful! I immediately went with the man about a hundred yards in the jungle and

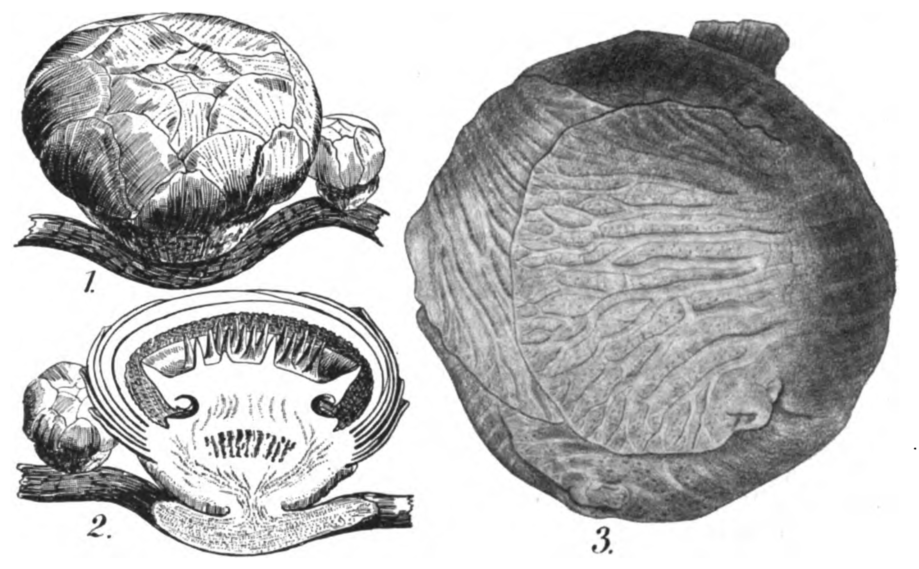


Fig. 601. Rafflesia. 1, 2 Blüten der R. Patma nach BAILLON. 2 Selbige halbiert. 3 Blütenknospe von R. Arnoldi nach Entfernung der Brakteen, nach BROWN.

he pointed to a flower growing close to the ground under the bushes, which was truly astonishing. My first impulse was to cut it up and carry it to the hut. I therefore seized the Malay's parang (eine Art Sichel), and finding it sprang from a small root which ran horizontally (about as large as two fingers, or a little more), I soon detached it and removed it to our hut. To tell you the truth, had I been alone, and had there been no witnesses, I should I think have been fearful of mentioning the dimensions of this flower (a full yard across), so much does it exceed every flower I have ever seen or heard of; but I had Sir STAMFORD and Lady RAFFLES with me and a Mr. PALSGRAVE, a respectable man resident at Manna, who though equally astonished with myself, yet are able to testify as to the truth."

Ueber die Farbe sagt JACK: „The bud before expansion is of a deep darky red. The inside of the cup is of an intense purple and more or less densely villous, with soft flexible spines of the some colour (also, sagt SOLMS, nicht blau wie in R. BROWNS Abbildung) towards the mouth

it is marked with numerous depressed spots of the purest white, contrasting strongly with the purple of the surrounding substance, which is considerably elevated on their lower side. The petals are brick-red

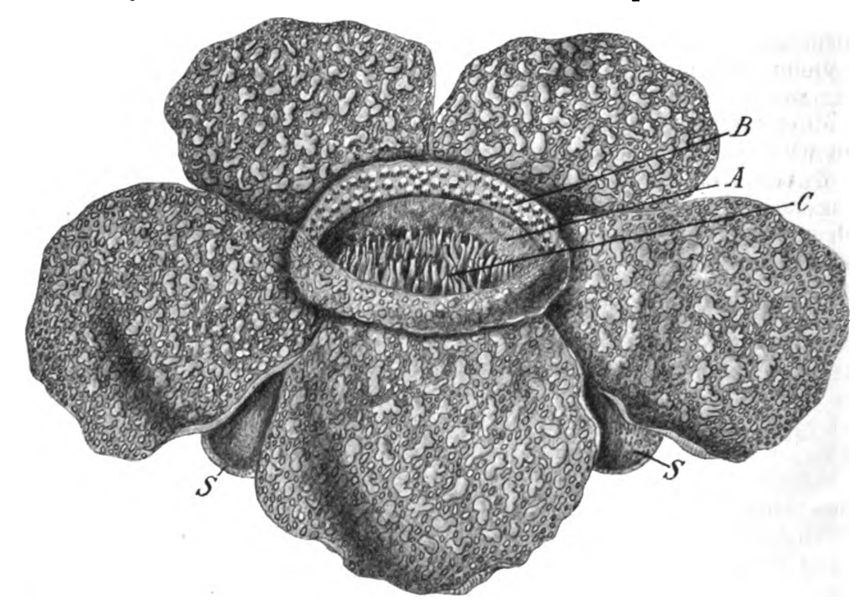


Fig. 602. Rafflesia Arnoldi. Offene Blüte, stark verkleinert, nach BROWN. In dieser Zeichnung ist die Innenseite der Blüte (A) blau angegeben. Die Innenseite des Diaphragmas (B) ist gelb mit weißen, an den Seiten bläulichen Pusteln angegeben. Die Fortsätze des Columella (C) purpurn, alles übrige steinrot mit roten Pusteln, die Brakteen (S) braun.

with numerous pustular spots of a lighter colour.“ Nach SOLMS aber ist dieses brick-red mehr Terra di Siena gewesen, nach der Originalskizze von RAFFLES zu urteilen.

Die 5 Perianthblätter sind unten zu einem Tubus perigonii vereint, und an der Grenze dieses Tubus und der flachliegenden freien Perigon-

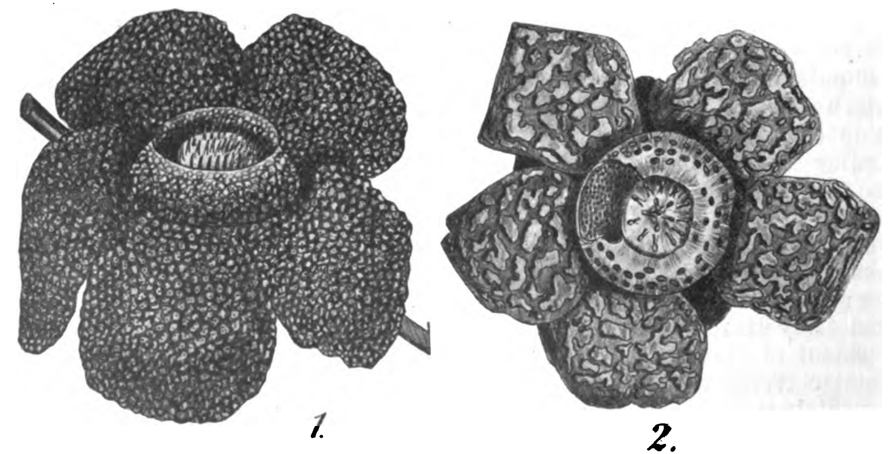


Fig. 603. Rafflesia Arnoldi, aus SOLMS, nach der von WEDDEL korrigierten Figur. 2 R. Hasselti, nach SURINGUR.

zipfel findet sich ein Diaphragma, das wohl, wie bei *R. Hasseltii*, flach gelegen hat und nicht, wie bei der Originalskizze, aufrecht oder bei der von WEDDEL korrigierten Skizze (Fig. 603, 1) kegelförmig ausgebogen war.

Im Zentrum der Blüte findet sich dann die Columna mit ihren zahlreichen, langen, griffelförmigen Fortsätzen, welche wohl die Spitzen der vielen verwachsenen Karpelle darstellen (Fig. 604 C). Die Innenseite des Perigontubus ist mit dicht gestellten, oft gabeligen Ramenten bedeckt. An der Unterseite des Diaphragmas finden sich zahlreiche, flache, breite Warzenlöcher. Die Perigonblätter sind mit zahlreichen Warzen bedeckt. Zwischen Columna und Perigon finden sich auf dem Blütenboden zwei stark entwickelte Annuli. Der äußere (Fig. 604, 2 Ae) ist radial gefurcht, der innere körnig rauh (Ai). Der Diskus (Spitze der Columna) hat einen umgebogenen Rand (R), welcher die vielen Antheren (St) der ♂ Blüte verbirgt. Diese befinden sich in kreisförmig auf der Columna unterhalb des Diskus vorhandenen tiefen Antherengruben. Die vielfächerigen kugeligen Antheren öffnen sich mittels eines apikalen Porus (Fig. 605, 2—4).

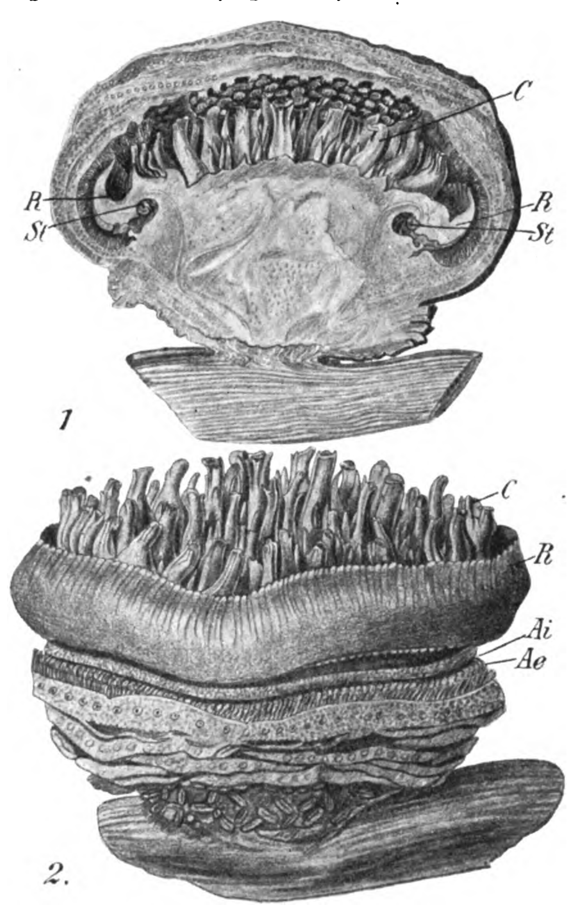


Fig. 604. Rafflesia Arnoldi, nach BROWN. 1 Längsschnitt der Blütenknospe. C die Spitzen der Columna, R Rand der Columna, St Antheren. 2 Blütenknospe nach Entfernung des Perianths. Ai innerer Annulus, Ae äußerer Annulus, C und R wie in 1.

In der weiblichen Blüte ist die Unterseite des Diskusrandes die Narbenfläche, welche letztere ringförmig ist. An seinem Innenrand trägt dieser Narbenring die winzigen Antherenrudimente. Die Seitenfläche der Columna der ♀ Blüten ist von zahlreichen, schmalen, parallelen, bis zum inneren Annulus herablaufenden, körnig rauhen, haarlosen Wülsten bedeckt.

Bei *Rafflesia* ist ebensowenig wie bei *Brugmansia* eine einheitliche Fruchtknotenhöhlung vorhanden, an ihrer Stelle findet man ein System von unregelmäßig anastomosierenden, durch fleischige Gewebeplatten geschiedenen spaltenartigen Hohlräumen, deren Wandung ringsum mit den unter der Chalaza mit einer knopfförmigen Anschwellung versehenen

Ovulis besetzt ist. Darüber sagt SOLMS (Annales Buitenzorg, 1897, 1er Suppl., p. 12):

„Ich habe in der anderen Arbeit angegeben, daß die Fruchtknotenfächer der *Brugmansia* und *Rafflesia* als interzellulare Spalten inmitten des Gewebes ihren Ursprung nehmen, daß von irgendwelcher Kommunikation derselben nach außen nicht die Rede sein könne. Es hat diese Angabe wenig Beifall gefunden, und GOEBEL hat sie geradezu als der

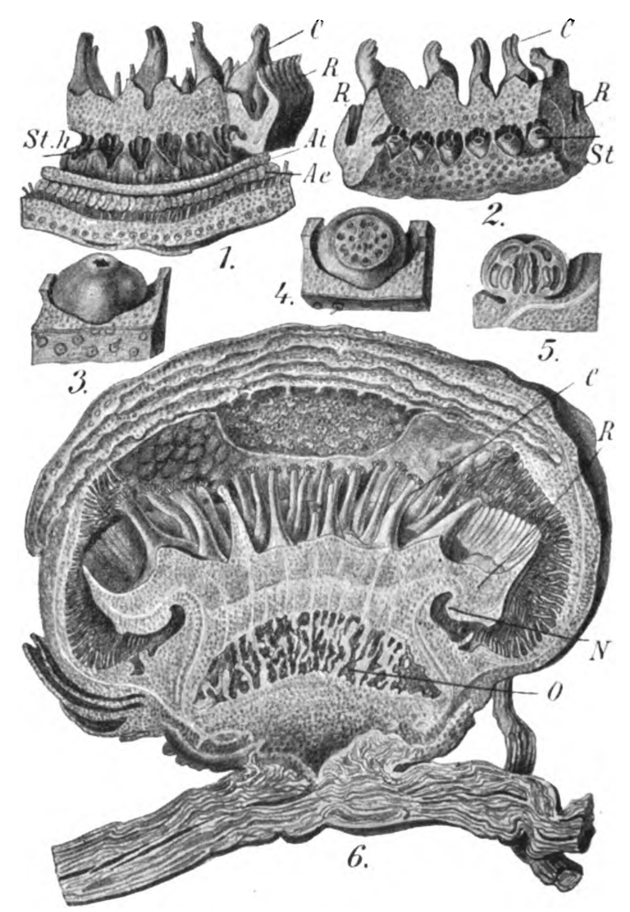


Fig. 605. **Rafflesia Arnoldi, nach BROWN.** 1 Teil des Columna mit einem Teil des Randes (R) entfernt, um die Höhlungen (St.h), in welchen die Antheren stehen, zu zeigen. 2 Der von 1 abgeschnittene Teil die Antheren (St) zeigend. 3 Anthere. 4 Dieselbe oberhalb der Mitte durchgeschnitten. 5 Anthere der Länge nach halbiert. 6 Weibliche Blütenknospe halbiert. N Narbenrand, O Ovarialspalten.

Bestätigung bedürftig bezeichnet. Nach wiederholter Untersuchung des Tatbestandes muß ich meine früheren Resultate noch heute bis ins Detail hinein aufrecht erhalten. Daß der ganze Fruchtknoten der Rückbildung eines mehrkarpelligen seinen Ursprung verdankt, will ich CELAKOVSKY und EICHLER jetzt gern zugeben. Die Karpellspitzen mögen die bekannten Processus columnae darstellen — — aber direkt vergleichbar sind beide Fruchtknoten, der normale und der der *Rafflesien*,

heute nicht mehr, das tertium comparationis gehört der Geschichte an, darüber kann kein Zweifel obwalten.“

Die Entwickelung der Ovula und des Embryosackes geht in der üblichen *Angiospermen*-Manier vor sich, wie aus Fig. 608 von SOLMS-LAUBACH und der Zusammenfassung der Resultate seiner Arbeit über die Entwickelung des Ovulums und des Samens bei *Rafflesia* und *Brugmansia* in den Ann. Buitenzorg, 2me Suppl., 1897, p. 20, hervorgeht. Dort sagt Graf SOLMS:

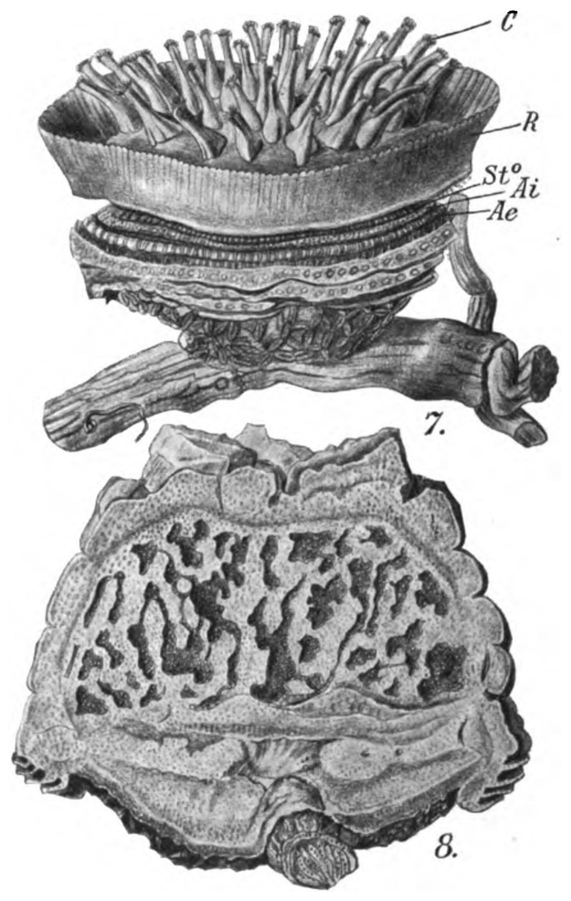


Fig. 606. **Rafflesia Arnoldi, nach BROWN. 7 Weibliche Blüte nach Entfernung des Perianths. C Spitzen der Columna, R Rand, St° die Rudimente der Staminalhöhlen der ♀ Blüte, Ai innerer, Ae äußerer Annulus. 8 Längsschnitt der Frucht.**

„Fassen wir das im vorstehenden Ausgeführte zum Schluß in wenige Worte zusammen, so ergibt sich folgendes: An den Wandungen der Fruchtknotenspalten entstehen die Ovula in gewöhnlicher Weise als Zapfenvorsprünge, aber vor vollendeter Differenzierung der Epidermis. Der Scheitel des umgebogenen Ovularzapfens wird zum Nucellus; aus der Endzelle seiner Zentralzelle geht der Embryosack, vermutlich nach einmaliger Teilung, hervor. Aehnlich wie bei den *Orchideen,* haben die Ovula zur Eröffnungszeit der Blüte noch nicht ihre völlige Entwickelung

erreicht. Erst nach dem Verblühen entstehen Eiapparat und Antipoden, ob nur dann, wenn Bestäubung Platz gegriffen, ist unsicher, aber wahrscheinlich. Die Anlage des Endosperms findet in gewöhnlicher Weise, nicht wie bei so vielen anderen Parasiten, durch Teilung des Embryosackes statt. Der Embryo homogeneus verdrängt schließlich das Endosperm bis auf dessen äußerste Zellschicht, mit welcher er zur Reifezeit des Samens aufs festeste verwachsen ist."

Seit SOLMS hat ERNST *Rafflesia* untersucht und mit modernen Methoden fixiert und geschnitten. Er sammelte etwa 50 verschieden alte Knospen der *R. Patma* zwischen dem 15. und 17. April 1906 auf Nusa Kembangan, zwei jüngere ♂ und eine ältere ♀ Knospe der *R. Rochussenii* am Salak (20. April 1906) und in den Wäldern am Bukit telaga Kumbang in 1200 m Meereshöhe in der Nähe von Padang pandjan (Padanger Oberland, Sumatra), 4 ♀ Blütenknospen, 3 kleinere

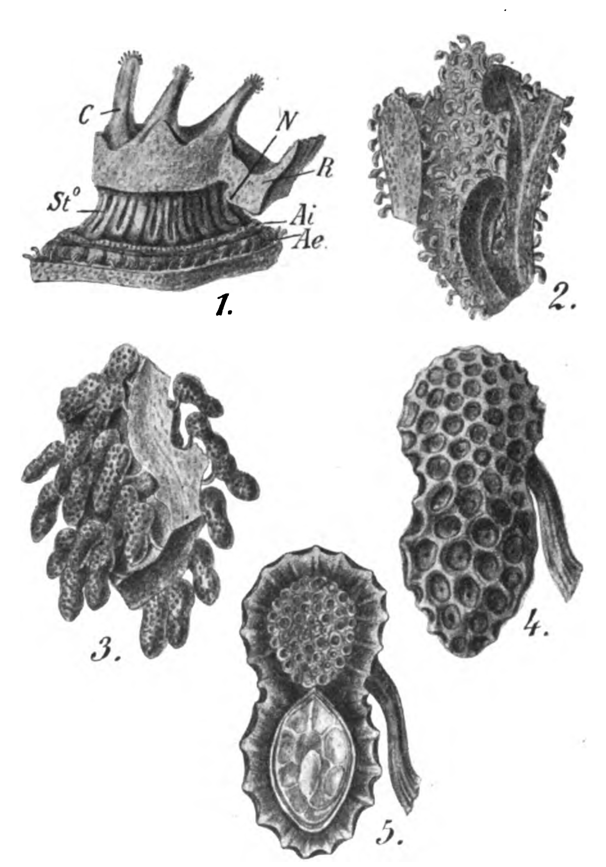


Fig. 607. Rafflesia Arnoldi, nach BROWN. 1 Stück aus dem Zentrum der weiblichen Blüte. C Spitzen der Columna, R Rand, Ai innerer, Ae äußerer Annulus, N Narbenring, St° die Rudimente der Staminalhöhlen der ♂ Blüte. 2 Ein Stück der Ovarialhöhlung mit den Ovulis auf den Spaltenwandungen und den Gefäßbündeln, die durch die Achsen der Placenten verlaufen. 3 Ein kleines Stück der Wand zwischen zwei benachbarten Ovarialspalten, beiderseits mit zahlreichen Samen bedeckt. 4 Same. 5 Derselbe längsdurchschnitten.

und eine kopfgroße, dem Oeffnen nahe, sowie eine schöne junge Frucht von *Rafflesia Arnoldi* oder vielleicht *Rafflesia Hasselti*. Mit SCHMID zusammen berichtet er über die Embryosackentwickelung und Befruchtung bei *Rafflesia Patma* in den Ber. d. D. bot. Ges., 1909, p. 176 ff., über das andere Material wird später in den Annalen von Buitenzorg berichtet werden. Die Embryosackmutterzelle bildet eine Reihe von 3 Zellen (die aus der ersten Teilung hervorgegangene obere Zelle teilt sich nicht oder nur ihr Kern teilt sich); nur die untere wird zum Embryosack und verdrängt die andern. Die weitere Entwickelung des Embryosackes ist völlig normal, doppelte Befruchtung findet statt. Offenbar kann also ein Parasit seinen Embryosack und Embryo völlig

normal ausbilden, und die bei Parasiten häufigen Reduktionen sind nicht ohne weiteres auf parasitische Lebensweise zurückzuführen.

Von den *Rafflesieae* sind von *Rafflesia* 5—6 Arten von Java, Sumatra und den Philippinen bekannt, eine (vergl. SOLMS, TREUB Festschr.) möglicherweise von Malakka. Von *Brugmansia* gibt es 2 oder 3 Arten aus Java, Sumatra und Borneo, während *Sapria* mit einer Art im Himalaya vorkommt.

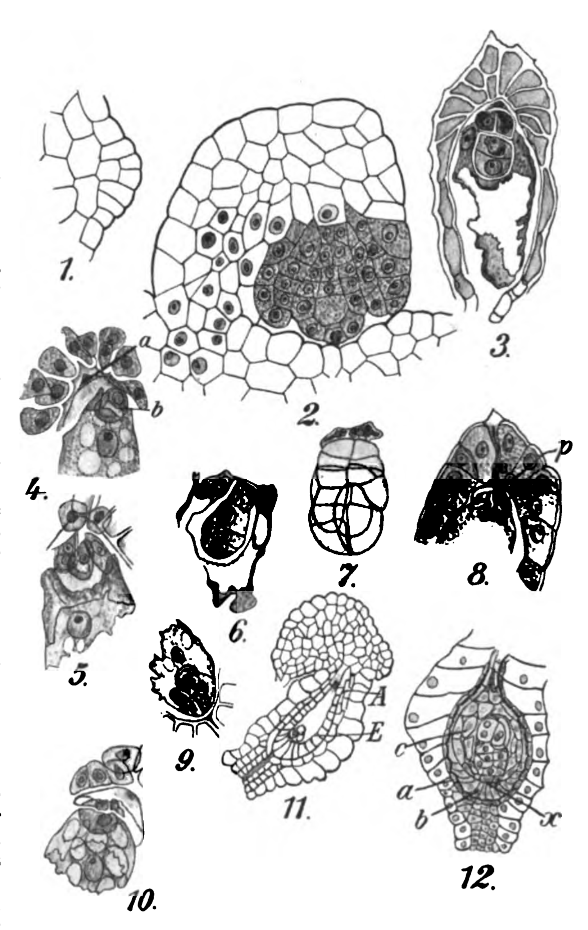


Fig. 608. Rafflesia Rochusseni, mit Ausnahme der Fig. 2, welche zu Brugmansia Zippelii gehört, nach SOLMS. 1 Erste Anlage des Ovulums, die Mutterzelle der zentralen Zellreihe, durch Abspaltung einer Epidermiszelle gebildet. 2 Ovulum vor der Anlegung des rudimentären äußeren Integumentes. 3 Längsschnitt des Nucellus eines älteren Ovulums, den Plasmabelag des Embryosackes und den 4-zelligen Embryo zeigend, durch dessen Basalzellen die Synergiden durchschimmern. Neben dem Embryo einer der Endospermkerne, Antipoden im Schnitt nicht erhalten. 4 Embryosackspitze eines unbefruchteten Ovulums, unten der Endospermkern, oben der Eiapparat (b) und das vermutliche Rudiment einer Schwesterzelle des Embryosackes (a) an der Spitze zeigend. 5 Aehnliches Präparat, aber mit bereits 2-zelligem Embryo. 6 Junger Embryo, umschlossen von mehreren (2 sichtbar im Schnitt) Endospermkernen. 7 Freipräparierter junger Embryo. 8 Nucellusspitze mit Pollenschlauch, der sich über der Embryosackspitze blasenartig erweitert (p). Ei trotz Befruchtung zugrunde gegangen. 9 Eiapparat. 10 Dasselbe Präparat wie Fig. 4 in anderer Lage, Ei und Synergiden zeigend. 11 Medianer Längsschnitt eines vollkommen ausgebildeten Ovulums. E Eiapparat, A Antipoden (3 kleine Zellchen). 12 Vorderer Teil des jungen Samens, der Embryo in vielzelligem Endosperm. x die beiden Zellen des Embryoträgers in Fig. 7 oben, bei dem aus diesem Schnitt auspräparierten Embryo sichtbar, a Innenschicht des Integumentes, b vertrocknetes Nucellusgewebe, c Endosperm.

Abgesehen von der möglicherweise in Malakka vorkommenden *Rafflesia Cantleyi*, von der SOLMS in Kew ein schlecht erhaltenes Exemplar ohne Fundortsangabe fand, und deren Vorkommen in Malakka wahrscheinlich ist, weil sie von CANTLEY aus Singapore eingeschickt wurde, kommen also die *Rafflesieae* in zwei getrennten Arealen, im Himalaya und in dem südostasiatischen malayischen Archipel vor.

Deswegen ist es besonders interessant, daß HOSSEUS im Jahre 1904 auf dem Doi Sutäp bei Djieng Mai, der Hauptstadt der Lao-

provinz in Siam, eine Art einer neuen *Rafflesiaceen*-Gattung fand, deren einzige Art er

Richthofenia siamensis

nannte. Die offene Blüte hat 20 cm im Durchmesser; die Farbe der Blütenknospe ist lichtrosa, unten weiß; die schüsselförmige Verbreiterung, in der die Blüte sitzt, ist bräunlich. Die Blüte ist rot, die warzenähnlichen Höcker auf den Perianthblättern sind weiß, die Columna ist dunkelrot. Die roten und weißen Blüten „leuchten aus dem herabgefallenen Laube unserem Fliegenschwamm vergleichbar in dem Laubgewirr hervor“. In allen Altersstadien sitzen sie der Nährwurzel (wohl eines *Cissus*) auf. Die Blüten sind diöcisch, das Perianth ist verwachsenblätterig, der Rand der Röhre, wie bei *Sapria*, 10-lappig, an der Innenseite finden sich 20 Längsleisten. In der männlichen Blüte finden wir eine Columna, welche oben etwa wie ein nach oben umgeschlagener *Agaricus*-Hut aussieht, an der Grenze des Hutes und des Stieles finden sich 20 median-2-fächerige Antheren

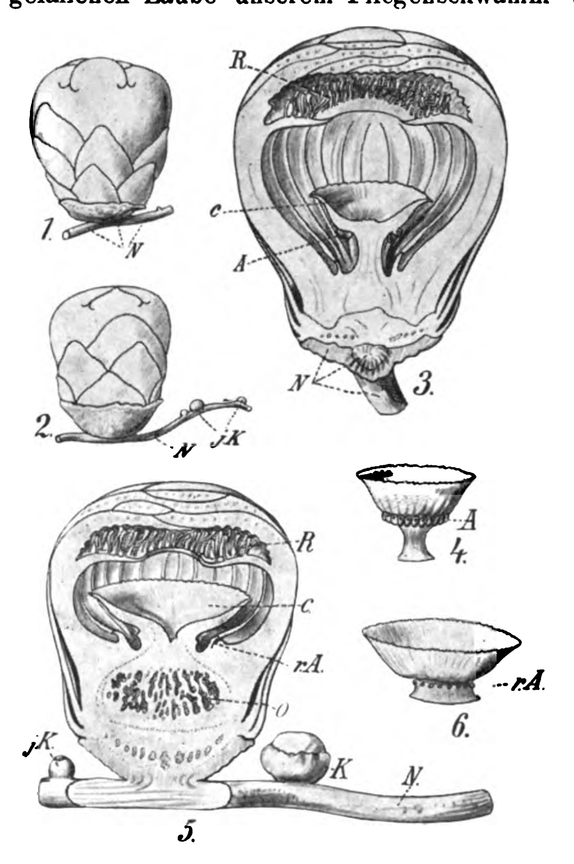


Fig. 609. Richthofenia siamensis Hosseus, nach Hosseus. 1 ♂ Knospe. N Nährwurzel. 2 ♀ Knospe. j.K Junge Knospen. 3 Längsschnitt durch die ♂ Knospe, kurz vor dem Aufblühen. C Columna, A Antheren, linke geschlossen, rechte geöffnet, R Ramentum auf dem Diaphragma. 4 Columna der ♂ Blüte. 5 Längsschnitt durch eine ♀ Knospe. r.A Rudimentäre Antherenanlage, O vielhäusiges Ovar. 6 Columna der ♀ Knospe.

(wie bei *Sapria*) in einem Kreise, welche an ihren Spitzen mittels eines Porus aufspringen.

In der ♂ Blüte ist die Oberfläche der Columna von einem dichten haarigen Filz überzogen, wobei sich auf der Unterseite lange Haare befinden.

In der ♀ Blüte ist die Columna plumper, hat bloß rudimentäre Antheren und überragt den unterständigen Fruchtknoten. „In der Scheibenfläche befindet sich eine Höhlung, von der 6 Strahlen gegen den Rand der Scheibe auslaufen. Die Columna ist mit kleinen Härchen oben und unten bedeckt, die gegen den unteren Rand zu sich bedeutend verlängern. Die Narbe befindet sich auf der Unterseite der Columna oberhalb der Antherenrudimente. Offenbar gilt auch hier die von Graf

zu Solms-Laubach vertretene Anschauung, der Griffel habe hier seine Funktion verloren und an den Columnarand abgegeben.

Männliche wie weibliche Blüten haben ein mit Ramentum bedecktes Diaphragma. Von *Sapria* ist die Gattung verschieden durch die Form der Columna, die bei *Sapria* in der Mitte kegelförmig verlängert ist, und durch ein Merkmal, das mir nicht ganz sicher zu sein scheint. In der Farbe stimmen die Blüten von *Sapria* und *Richthofenia* wohl überein, denn Hosseus sagt: carnis colore, und Griffith braucht dieselben Worte.

Der unsichere Unterschied liegt darin, daß Griffith sagt: „Ovarium uniloculare; placentae plures parietales, ovulis innumeris tectae", während Hosseus sagt: „Ovarium multiloculare lacunosum, lacunis numerosis, irregularibus undique ovuligeris, flexuosis."

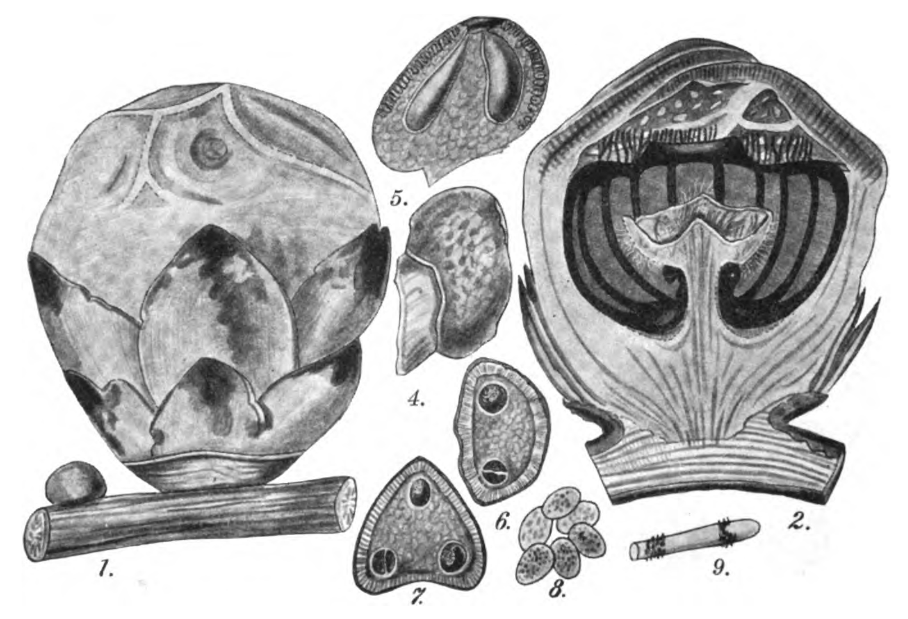


Fig. 610. Sapria Himalayana, nach Griffith. 1 ♂ Blüte kurz vor der Oeffnung. 2 Dieselbe im Längsschnitt. 4 Anthere. 5 Dieselbe im Längsschnitt. 6, 7 Querschnitte durch eine bi- und eine trilokuläre Anthere. 8 Pollen. 9 Haar von der Spitze der Columa.

Hooker aber sagt von *Sapria*: „Ovary transversed by longitudinal sinuous cells the walls of which are covered with anatropous ovules." Ob wirklich da ein Unterschied zwischen *Sapria* und *Richthofenia* vorliegt, ist mir zweifelhaft. Die von Griffith gegebene Figur von *Sapria* zeigt, daß das Ovar recht gut wie bei *Richthofenia* gebaut sein kann. Bis Material von *Sapria* nach Europa gelangt (in Kew gibt es vielleicht noch einige miserable Reste, vergl. Solms, Treub Festschrift), ist es meines Erachtens nicht sicher, daß *Richthofenia* von *Sapria* generisch verschieden ist, jedenfalls sind sie nahe verwandt.

Die Gattung

Sapria

enthält, wenn nicht *Richthofenia* zu ihr zu rechnen ist, nur die Art *Sapria Himalayana*, welche 1836 in den Mishmee hills im extremen

Osten von Upper Assam (Himalaya) in 3000—5000 Fuß Höhe von Griffith auf *Cissus*-Wurzeln gefunden wurde. Untenstehende Figuren Griffiths mögen die nahe Verwandtschaft mit *Richthofenia* zeigen. Die Antheren sind bisweilen trilokulär.

In bezug auf die Blütenstruktur ist also *Brugmansia* wegen des Fehlens eines Diaphragmas die einfachste *Rafflesiee*, und *Sapria* und *Richthofenia* bilden den Uebergang zu *Rafflesia*. Bei *Brugmansia* sind die Antheren 2-fächerig, und jedes Fach öffnet sich mit eigenem Porus, bei *Richthofenia* sind sie 2-fächerig, beide Fächer öffnen sich aber in denselben Porus, bei *Sapria* kommt bisweilen ein drittes Fach hinzu, und *Rafflesia* hat vielfächerige Antheren, welche sich mit gemeinsamen Poren öffnen. Der Fund von Hosseus zeigt uns, daß Solms recht

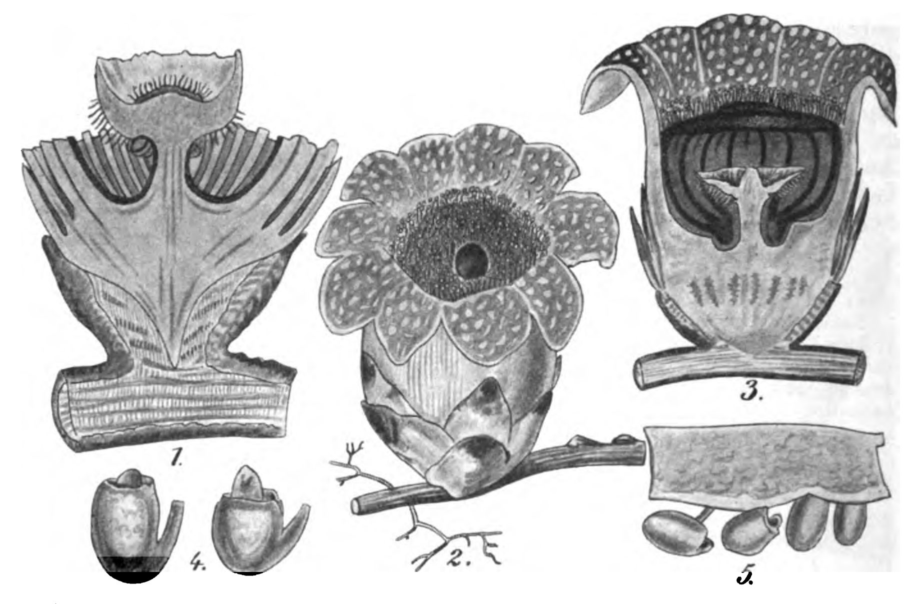


Fig. 611. Sapria Himalayana, nach Griffith. 1 Unterer Teil einer ♂ Blüte, die Anheftung in der von der Nährwurzel gebildeten Cupula zeigend. 2 ♀ Blüte. 3 Dieselbe längs halbiert. 4 Teil einer Placenta. 5 Zwei Ovula.

hatte, wenn er sagte, „so zweifle ich denn kaum, daß genauere Durchforschung Nordsumatras, Malakkas und Tenasserims uns noch mit weiteren *Rafflesieen*-Funden überraschen wird“.

Von den *Apodantheen* wollen wir

Pilostyles Ingae

besprechen, eine der 8 Species dieser Gattung, welche sämtlich auf *Leguminosen* schmarotzen. *Pilostyles Ingae* (syn. *P. Ulei*) wächst auf jüngeren Zweigen der *Leguminose Inga spec.* und auf verschiedenen anderen *Leguminosen*-Gattungen in Neu-Granada und Brasilien, in Amerika wachsen noch 5 andere Arten, während *P. aethiopica* in Westafrika und *P. Hausknechtii* in Syrien und Persien wächst. *P. Ingae* ist durch die Monographie von Endriss (Flora, Ergzgsbd. 1902, p. 209 ff.) die bestbekannte.

P. Ingae hat männliche und weibliche Blüten, beide haben eine aus 3 vierzähligen alternierenden Wirteln kleiner, schuppenförmiger Blätter bestehende Hülle.

In der männlichen Blüte finden wir in der Mitte eine kegelförmige Erhebung, welche, an der Peripherie eingesenkt, eine wechselnde Zahl von Pollensäcken enthält (bis 36). Der zentrale Teil dieser Erhebung ist als rudimentärer Griffel zu betrachten, die Pollensäcke gehören einem wohl doppelten, völlig miteinander und mit der Griffelsäule verwachsenen, also mit dieser ein Gynostemium bildenden Staubblattkreise an. Nur bei *P. aethiopica* ist noch eine, wie Solms nachwies, oberwärts freie, den zentralen Griffelteil umgebende Staminalröhre vorhanden. Die Pollensäcke sind voneinander nur durch dünne Wände getrennt, und auch die Außenwand ist sehr einfach gebaut, eine fibröse Schicht fehlt gänzlich.



Fig. 612. Pilostyles Ulei Solms, nach Goebel. 1 Habitus. Es sind nur die kleinen Blüten des Schmarotzers auf Sproßachse und Blattspindeln der Leguminose, auf der er parasitiert, sichtbar. 2—6 P. Ingae, nach Endriss. 2 Offene ♂ Blüte nach Entfernung eines vorderen Perianthblattes, um die Columna genitalis zu zeigen. 3 Längsschnitt einer ♂ Blüte. A Annulus, P Pollensäcke, D Diskus der Columna. 4 Querschnitt durch den Antherenring mit 18 Pollenfächern. 5 Schnitt durch die Antherenwand; 2 Pollenkörner sichtbar. 6 Eines der blasig aufgetriebenen Haare über den Antheren. 7 ♀ Blüte. N Narbe. 8 und 9 Längsschnitte von ♀ Blüten, 8 schwächliche, 9 kräftige.

Die Antheren öffnen sich mittels weiter Querspalten. Der Pollen fällt auf einen breiten Gewebsring, den sogenannten Annulus, der die Basis der Columna umgibt und vielleicht bei der Oeffnung der Blüte mitwirkt.

Ueber den Antheren befindet sich am unteren Rande der zu dem hochgewölbten Diskus verbreiterten Columna ein Kranz großer, birnförmiger Haare, welche für *Pilostyles* typisch sind und von Solms als Narbenpapillrudimente betrachtet werden. Nach dem Verblühen, wobei zuerst die Columna abgeworfen wird, wird die noch stehenbleibende Blütenbasis vermutlich durch Wandkorkbildung der Wirtspflanze abgeworfen.

Die weiblichen Blüten sind zur Zeit der Oeffnung etwa ebensogroß wie die männlichen und ohne Lupe nicht von diesen zu unterscheiden;

nach der Fruchtbildung sind sie aber wesentlich größer. Das Perianth ist dem der männlichen Blüten ganz gleich, ein Annulus fehlt, und von Staminalresten ist nichts zu sehen. Die Griffelsäule hat eine ringförmige Zone von Narbenpapillen, welche jedoch viel kleiner sind als die „rudimentären“ Narbenpapillen der ♂ Blüte. Der Fruchtknoten ist 1-fächerig, im Inneren des Griffels ein schmaler Griffelkanal. Die anatropen Ovula sind mit verschieden langen Stielen an, normal wohl 5, randständigen Placenten inseriert, bei den anderen *Pilostyles*-Arten soll die Fruchtknotenhöhlung

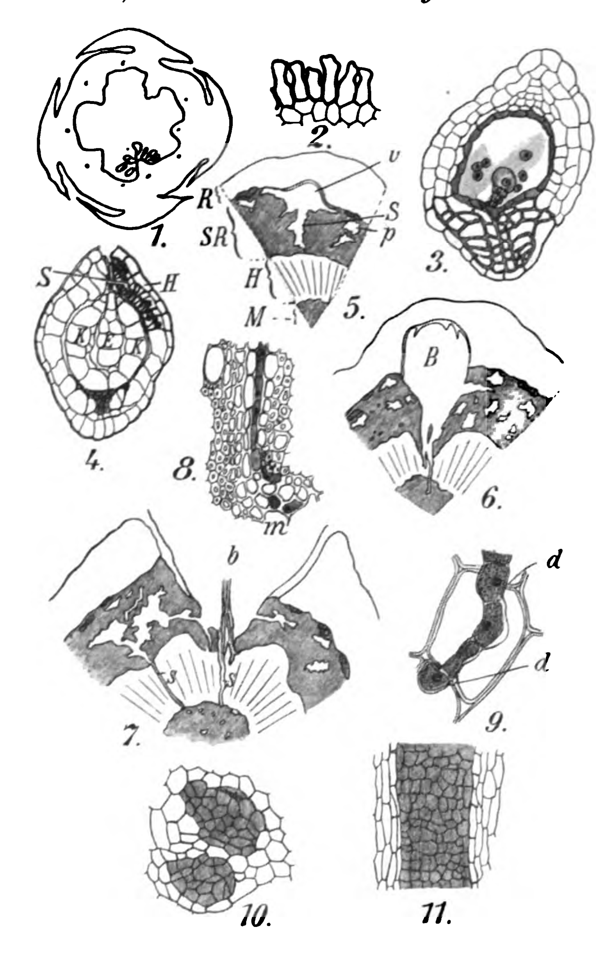


Fig. 613. Pilostyles Ingae, nach Endriss. 1 Querschnitt der weiblichen Blüte. 2 Narbenpapillen. 3 Längsschnitt eines jungen Samens, die Mikropyle verschlossen, um den Embryo herum Endospermkerne. 4 Längsschnitt eines fast reifen Samens. E Embryo, K.K das einschichtige Endosperm, s die harte Samenschale, H dünnes Häutchen über der harten Samenschale, aus dem äußeren Integument hervorgegangen. 5 Querschnitt durch einen Zweig der Mimosa mit Anlage einer jungen Blüte. R Rinde, SR sekundäre Rinde, H Holz, M Mark der Wirtspflanze, v Vegetationspunkt der jungen Pilostyles-Blüte, S Senker, p Thallusstränge des Parasiten. 6 Aeltere Blüte (B), deren Senker bis in das Mark vorgedrungen ist. 7 Teil eines Querschnittes eines Zweiges der Mimosa, mit der Basis (b) einer schon ausgebrochenen Blüte. S Senker. 8 Einreihiger Senker, der durch einen Markstrahl ins Mark (m) hineingewachsen ist. 9 Thallusfaden in einer Markzelle bei d die Durchbruchsstellen. 10 Querschnitt zweier Thallusstränge aus der sekundären Rinde. 11 Längsschnitt eines solchen Stranges, die etagenartige Anordnung seiner Zellen zeigend.

ganz, aber unregelmäßig von Ovulis ausgekleidet sein, ohne daß bestimmte Placenten vorhanden sind. Die ♀ Blüte öffnet sich nur wenig, so daß Insekten, welche Pollen tragen, diesen an den Narbenpapillen abstreifen müssen. Pollenschläuche wurden in einem Falle in einem von der Epidermis der Fruchtknotenhöhle gebildeten Schleime wachsend gesehen.

Spaltöffnungen finden sich ausschließlich auf der Außenseite der Perianthwirtel und zwar am zahlreichsten auf denen des unteren Wirtels. Schleimspalten oder vielleicht Nektarien, den Spaltöffnungen recht ähnlich, wurden auf dem Annulus der ♂ Blüte und an entsprechender Stelle in den ♀ gefunden. Reduzierte Gefäßbündel sind im Blütenstiel vor-

handen, unten nur ein zentraler Strang, welcher sich aber weiter oben in 8—10 einzelne Bündel spaltet. Diese werden alle zur Versorgung des Fruchtknotens resp. in den ♂ Blüten zur Versorgung von dessen Rudiment benutzt, weder in die Antheren noch in die Hüllblätter treten Gefäßbündel ein.

Beim Ovulum werden 2 Integumente angelegt, von welchen jedoch das äußere verkümmert zu einem kragenartigen Wulst, an der dem Funiculus anliegenden Seite des Ovulums. Die Entwickelung und Keimung der Makrospore ist durchaus normal. Wahrscheinlich findet normal keine Befruchtung, sondern parthenogenetische Samenbildung statt. Der Embryo ist klein und besteht meistens aus 2 Trägerzellen und 6 weiteren in 3 Etagen angeordneten Zellen, er ist von einer einzigen Lage großer Endospermzellen umgeben; das Nucellusgewebe wird bis auf wenige Zellen, welche in die Mikropyle eindringen, verdrängt.

Bei *Cytinus* und *Brugmansia* entstehen die Blüten im Inneren eines kompakten Gewebekörpers und auch bei *Pilostyles Hausknechtii* sollen sie nach Solms endogen angelegt werden. Solms meinte, daß dem wohl so bei allen *Rafflesiaceen* sein würde. Bei *Pilostyles ingae* ist das jedoch nicht der Fall, sie entstehen exogen.

Außer den Blütensprossen besitzt *Pil. ingae* einen vegetativen Teil, der, in der Wirtspflanze eingeschlossen, deren Gewebe in der Form unregelmäßig geformter Stränge und Fäden durchzieht. Die stärksten Stränge finden sich in der sekundären Rinde, dicht unter der primären. Von diesen Strängen geht die Bildung der Blüten schon dicht in der Nähe des Vegetationspunktes des befallenen Zweiges aus. An der Stelle, wo sich eine Blüte bilden will, entsteht durch starke Zellteilung eines Thallusstranges dicht unter der primären Rinde ein massiver Zellkörper, der zur Vegetationsspitze der Blütenknospe wird, sich in die primäre Rinde vordrückt und, wenn sie zur Blüte geworden ist, aus der Rinde hervorbricht (Fig. 613). Gleichzeitig bildet sich auf der inneren Seite des Zellkomplexes ein nach innen zu wachsender, mehr oder weniger unregelmäßig keilförmiger Strang, ein „Senker“ aus, der schließlich bis in das Mark vordringt. *P. ingae* ist, wie *P. Hausknechtii*, diöcisch, d. h. alle aus einem bestimmten, zusammenhängenden System von Thallusfäden entspringenden Blüten haben dasselbe Geschlecht.

Selbst die stärksten Thalluszweige der *P. Ingae* enthalten keine Gefäßbündel. Fig. 613, 6 mag einen Eindruck der Verteilung des Parasiten im Stengel der Wirtspflanze geben, auch in die Blatt- und Blütenstiele der Wirtspflanzen treten Thallusstränge ein. Die Thallusfäden wachsen in die Interzellularen und erweitern sie, wachsen aber auch quer durch die Markzellen hindurch (Fig. 613, 9). Auf jeden Fall liegen die Fäden ganz im Wirtsgewebe, und die dicken Stränge kommen in der Rinde wohl dadurch zustande, daß der als dünner Faden eingedrungene Parasit sich entsprechend dem Wachstum der Gewebe des Wirtes verdickt hat, ganz als ob er ein Teil des Wirtes selbst wäre. Nur so läßt sich erklären, daß das Gewebe um den Thallus des Parasiten herum nicht zusammengedrückt ist.

Von den *Cytineen* wollen wir

Cytinus hypocistis,

die einzige europäische *Rafflesiacee,* besprechen, welche im Mittelmeergebiete auf verschiedenen *Cistus*-Arten lebt und in Frankreich an der

atlantischen Küste nordwärts bis zu den Inseln der Charante inférieure geht. Die leuchtend gelbroten, bei einer Varietät sogar rein karminroten Infloreszenzen, welche, aus den Wurzeln hervorbrechend, über den Boden treten, bilden dort eine Zierde der *Cissus*-Haine. Bei Antibes ist sie oder war wenigstens 1888 häufig. Die einzige andere Art wächst am Kap der guten Hoffnung. Die Blüten sind monöcisch oder diöcisch. Die ♂ Blüte hat zwei laterale Vorblätter und 4 (selten bis 10) Perianthblätter. Antheren 4—10 (meistens 8) mit der rudimentären Griffelsäule verwachsen, ringförmig deren Spitze umgebend, mittels je 2 Längsspalten sich öffnend. In der ♀ Blüte ist die Blütenhülle so wie in den ♂ röhrenförmig mit tellerförmigem Saum, und der Tubus durch vor die Lappen fallende senkrechte, ihn mit der Columna verbindende Längsleisten gefächert. Der Fruchtknoten ist einfächerig und hat viele (4—15) parietale Placenten. Die Aehnlichkeit der Blüte mit der von *Asarum* ist, wie obenstehende Figuren zeigen, unverkennbar.

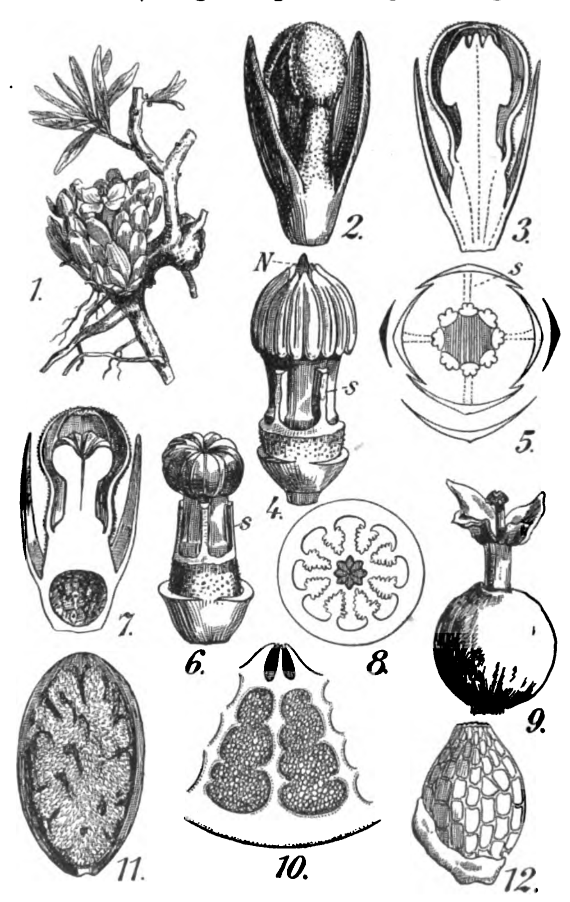


Fig. 614. Cytinus hypocistis. 1 Habitus nach SOLMS, der Cytinus sitzt der Wurzel eines Cistus auf, dessen Blätter am abgeschnittenen Stamme sichtbar sind. 2 ♂ Blüte mitsamt ihren lateralen Brakteen. 3 Selbige längs halbiert. 4 ♂ Blüte nach Entfernung des Perianths, alles nach BAILLON. 5 Diagramm der ♂ Blüte, nach EICHLER. s Die Scheidewände, welche die Staminalsäule mit der Röhre der Blütenhülle verbindet, auch sichtbar in Fig. 4, und bei der ♀ Blüte in Fig. 6. 6 ♀ Blüte nach Entfernung des Perianths. 7 ♀ Blüte halbiert, nach BAILLON. 8 Halbschematischer Querschnitt des Fruchtknotens. 9 Frucht, vom Perianth gekrönt, nach BAILLON. 10 Querschnitt der Frucht nach LE MAOUT et DECANNE. 11 Gelappte Placenta. 12 Same.

Die Pflanze wurde 1903 (Journal de Botanique) von BERNARD genau untersucht. Die Blüten stehen meistens in einer monöcischen Aehre, die ♀ meist an der Basis, die ♂ an der Spitze. Das Perigon fand BERNARD immer 4-blätterig, die zentrale Columna ist bei beiden Blütenarten durch 4 Scheidewände mit dem unteren Teile der Perianthröhre verbunden, und an der Basis dieser 4 Fächerchen finden sich Nektarien.

In der ♀ Blüte endet der Griffel in 7—10 zu einem sternförmigen Köpfchen verbundenen Narben (Fig. 614, 6), meistens 9, korrespondierend mit der Zahl der Placenten.

Die meisten ♂ Blüten haben 10 Antheren, die an der Spitze der Infloreszenz, welche weniger gut entwickelt sind, meistens 8. Jede Antherenhälfte hat 2 Fächer, das Konnektiv ist etwas zugespitzt (Fig. 614, 4). In der ♂ Blüte findet sich oberhalb der Antheren der Rest der Narbenfläche (N, Fig. 614, 4), welche sogar mehrlappig sein kann, „ils en sont en gènéral quelques uns, assez régulièrement coniques". Offenbar liegt also Unisexualität durch Abort vor. In der ♀ Blüte ist jeder Rest der Antheren aber geschwunden. In der ♂ Blüte ist keine Spur eines Ovars mehr erhalten. In der ♀ Blüte ist das Ovar normal und anfangs immer unilokulär, mit 7—11 (meistens 9) Karpellen und ebenso vielen verzweigten Placenten. Das Ovar wird aber bald plurilokulär, wenigstens in seiner oberen Hälfte, durch Vereinigung der Placenten in der Achse zu einem gelatinösen Gewebe. Der angebliche Unterschied zwischen *Sapria* und *Richthofenia* kann also auch auf dem Vergleich ungleich weit entwickelter Blüten beruhen.

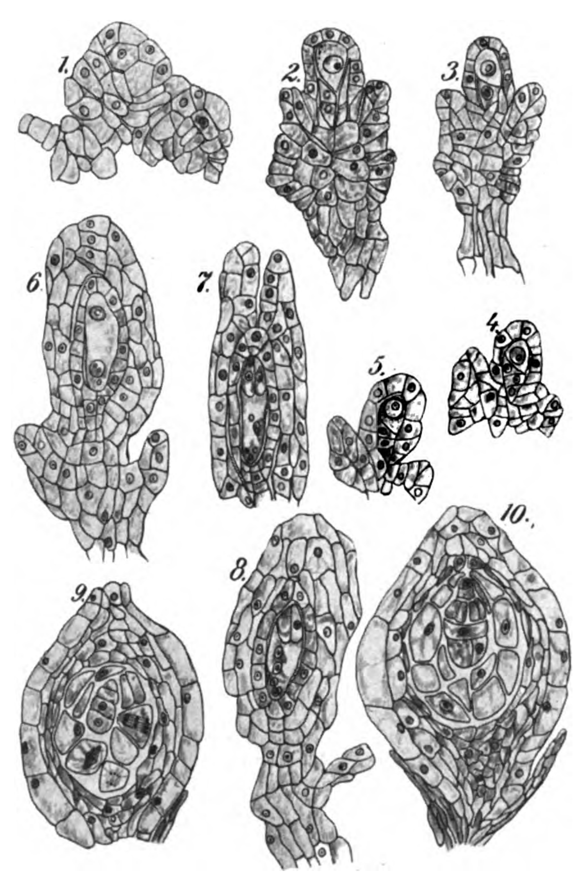


Fig. 615. Cytinus hypocistis, nach BERNARD. 1 Auf einer Verzweigung der Placenta stehen zwei Ovular-Primordien. 2 Nucellus mit 2 Integumenten. 3 Archespor, in 2 Zellen zerlegt. 4 Archepor (Sporenmutterzelle), in 4 Makrosporen geteilt, von denen die obere sich weiter entwickelt. 5 Die Schwesterzellen werden von der Makrospore, die zum Embryosack wird, verdrängt. 6 Der Embryosackkern hat sich geteilt. 7 Reifer Embryosack. 8 Idem. 9 Same mit Embryo und Endosperm. 10 Aelteres Stadium, unten das äußere Integument, arillarartig gehemmt.

Die Entwickelung der Ovula ist interessant, weil das äußere Integument in der Entwickelung zurückbleibt (der umgekehrte Fall also von *Tillandsia usneoides*) und schließlich als eine Art Arillus unten am Samen sichtbar ist (Fig. 614, 12). Die Entwickelung des Embryosackes ist völlig normal, 4 Makrosporen bilden sich, von welchen nur die obere sich weiter entwickelt. Eiapparat, Polkerne und Antipoden sind normal; Embryo und Endosperm werden in normaler Weise gebildet, aber trotz der großen Zahl reifender Samen wurde weder ein Pollenschlauch, noch Befruchtung gesehen, so daß für BERNARD die Pflanze in dem Verdacht der Parthenogenese steht. Obenstehende Figuren mögen die Entwickelung des Ovulums verdeutlichen.

Werfen wir einen Rückblick auf die *Rafflesiaceen,* so sind die *Rafflesieae* auf Südostasien und den Himalaya beschränkt, von den *Apodantheae* kommt *Apodanthes* nur in Südamerika vor und *Pilostyles* hat in Südamerika ebenfalls ein ausgeprägtes Verbreitungszentrum, kommt aber auch in Südkalifornien, außerdem in Angola (*P. aethiopica* WEBER) und in Syrien und Kurdistan (*P. Hausknechtii* BOISS.) vor. Von den *Cytineen* endlich gibt es 2 Arten der Gattung *Cytinus*, eine am Kap der guten Hoffnung, die andere im Mittelmeergebiet und an der atlantischen Küste Frankreichs, und *Bdallophyton* zählt 2 wenig bekannte Arten in Mexiko.

Wir bringen die *Rafflesiaceae* vermutungsweise in Verbindung mit den *Aristolochiaceae*, es sei aber nicht verschwiegen, das WETTSTEIN auf die Aehnlichkeit mit gewissen *Monimiaceen* hinweist und HALLIER (Abh. aus dem Geb. der Naturw., Bd. 16, Hamburg 1901, p. 97) auch schon auf Uebereinstimmung mit *Anonaceen* und *Nymphaeaceen* hingewiesen hat, so daß die Stellung der *Rafflesiaceen* unter den *Proterogenen* jedenfalls vollauf berechtigt ist.

Die

Hydnoraceae

erscheinen bei den meisten Autoren als Tribus der *Rafflesiaceen*, wurden aber durch SOLMS davon getrennt, wegen der auf der Perianthröhre befestigten Stamina, der ganz abweichenden Samenstruktur mit Perisperm und der hornigen Beschaffenheit der Zellulosewände im gesamten Endosperm. Hierher gehören nur 2 Genera, *Hydnora,* welche afrikanisch ist, je nach der Art innen rosenrote, orangefarbene oder hellgraue Perianthblätter hat und auf Baumwurzeln schmarotzt, und *Prosopanche* mit nur einer Art in den argentinischen Pampas, wo sie mancherorts auf den Wurzeln von *Prosopis (Leguminosen)* so gemein ist, daß nach SOLMS die Schweine behufs der Mästung zur Reifezeit der nach Buttersäure riechenden Früchte in die betreffenden Gegenden getrieben werden.

Die *Hydnoraceae* weichen in ihren Vegetationsorganen bedeutend von den *Rafflesiaceen* ab, indem sie sich wenigstens zum Teil außerhalb der Nährpflanze befinden; etwa wie bei *Balanophora* bildet sich eine Knolle, welche hier aber sehr eigentümliche, ganz blattlose, rhizomartige Sprossen bildet, die bei *Prosopanche* eine wurzelhaubenartige Kappe haben, aber in ihrer Anatomie wieder viel mehr stengelartig sind. Diese Rhizomsprosse (Rhizoiden SCHIMPERS) sind walzenrund oder 4- oder 5-kantig und tragen knopfförmige Protuberanzen, in denen SCHIMPER Hemmungsbildungen von Seitenzweigen erkannt hat. Bei manchen Arten stehen die Blüten nur auf der zentralen *Balanophora*-ähnlichen Knolle, bei anderen auf den Rhizomsprossen.

Die Blüten sind hermaphrodit, regelmäßig, mit unterständigem Fruchtknoten und einfacher röhriger Blütenhülle, welche sich oberwärts in 3—4 fleischige Lappen teilt, die so wie die Röhre außen borkige, rauhe Beschaffenheit haben.

Die 3—6 auf der Innenwand der Röhre inserierten Stamina sind sehr eigentümlich gebaut. Sie sind seitlich (bei *Hydnora*) zu einem zusammenhängenden, von den Perigonmedianen anschwellenden Wulst verbunden oder bilden (*Prosopanche*) einen kolbenförmigen, das Stigma überdachenden Körper. Gliederung in Filament und Anthere ist nicht oder kaum vorhanden.

Sehr eigentümlich ist der Umstand, daß die Oberfläche der Antheren dicht von zahlreichen, parallelen, bilokulären Thecae bedeckt ist; bei *Prosopanche* gibt es überdies 3 Staminodien, die etwas tiefer im Tubus inseriert sind.

Auch der Bau des Fruchtknotens ist sehr eigenartig. Bei *Prosopanche* wird die ganze Höhlung ausgefüllt von 3 riesigen Placenten, deren jede ebenso breit wie das sie tragende Karpell ist; ein Griffel fehlt völlig, und die Stigmenbildung ist sehr rudimentär, indem die Narbe von den oberen Rändern der Placentarplatten gebildet wird. Bei *Hydnora* ist der Bau nach SOLMS in der oberen Partie genau ebenso, nur ist die Narbenfläche etwas konvex. „Aber", sagt

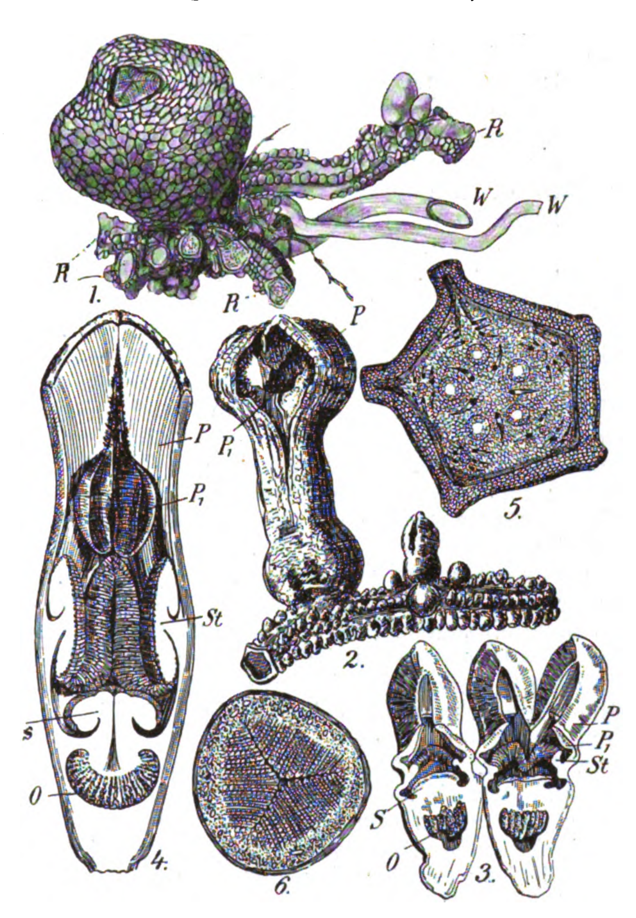


Fig. 616. Hydnora africana. 1 Reife Frucht nach BROWN. W Wurzel der Nährpflanze (wahrscheinlich eine Euphorbia), R, R Rhizomzweige des Parasiten. 2 Rhizomzweig mit einigen Blütenknospen und einer Blüte, nach SACHS. 3 Aufgeschnittene Blüte nach BROWN. 4 Längsschnitt der Blüte nach BAILLON; hier, wie in Fig. 2 u. 3 P = Perianth, P_1 innere Lappen der Perianthblätter, St Stamina, S Stigma, O Ovarialhöhlung. 5 Querschnitt eines Rhizomzweiges von Prosopanche Burmeisteri DE BARY, nach A. F. W. SCHIMPER. 6 Prosopanche Burmeisteri, Querschnitt des Fruchtknotens mit den 3 Gruppen von Placentarplatten, nach DE BARY.

SOLMS, „unterwärts hören die Placentarplatten auf und lassen einen weiten Hohlraum, in den vom unteren Rand einer jeden von ihnen ein zylindrischer, die Ovula tragender Zapfen frei herabhängt." Die Frucht ist eine mit derber Rinde versehene große Beere. Bei *Prosopanche* bleibt die Struktur des Fruchtknotens bis zur Reife erhalten, die mit harter Testa versehenen Samen sitzen im Gewebe der Placentarplatten. Bei *Hydnora* vergrößern sich die Ovula tragenden Zapfen, werden sukkulent und tragen die kugeligen Samen an ihrer Oberfläche.

Das Endosperm ist sehr hart und vom Perisperm umgeben.

Zu den *Aristolochiales* stellt HALLIER auch die

Balanophoraceae,

eine Familie, deren Stellung sehr zweifelhaft ist, und die meines Erachtens keineswegs homogen ist. Schon EICHLER hat vorgeschlagen, *Cynomorium* als Vertreter einer eigenen Familie zu betrachten, und ich schlug 1900 vor, die noch übrigbleibenden *Balanophoraceen* in die 3 Familien der *Sarcophytidaceae*, *Helosidaceae* und *Balanophoraceen* zu zerlegen. Von diesen kannte ich aus eigener Erfahrung nur *Rhopalocnemis* von den *Helosidaceen* und *Balanophora* von den *Balanophoraceen* und schloß: „It seems to me not at all proved that there is a near relationship between the *Helosidaceae* and the *Balanophoraceae*", während ich von *Rhopalocnemis* sagte: „To me it is not even clear whether the plant is monocotyledonous or dicotyledonous". EICHLER stellte *Cynomorium*, welches er, wie gesagt, von den *Balanophoraceen* trennte, neben die *Halorrhagidaceen*, vereinte aber später *Cynomorium* wieder mit den *Balanophoraceen*, und so kam man dazu, die *Balanophoraceen* als Ganzes wegen einer gewissen Aehnlichkeit der ♂ Blüte von *Cynomorium* mit der von *Hippuris* neben die *Halorhagidaceen* zu stellen.

In seinem letzten Syllabus stellt ENGLER die *Balanophoraceae* nach Abtrennung von *Cynomorium* in die Nähe der *Loranthaceae* und *Cynomorium* als eigene Familie *Cynomoriaceae* neben die *Hippuridaceae*. WETTSTEIN hingegen stellt beide Familien, *Balanophoraceae* und *Cynomoriaceae*, in die Nähe der *Loranthaceae* und WARMING stellt sie mit den *Loranthaceen*, *Aristolochiaceen* und *Rafflesiaceen*, indem er *Cynomorium* wieder mit den *Balanophoraceen* vereint, zu der Gruppe der *Hysterophyten*, läßt aber ihre Verwandtschaft unentschieden. HALLIER hingegen will die *Balanophoraceen* (inkl. *Cynomorium*) von *Rafflesiaceen* und zwar von *Scytanthus*-ähnlichen *Cytineen* herleiten, weshalb weiß ich nicht, und es ist mir auch ganz unklar. Auf frühere Anschauungen brauchen wir nicht einzugehen, da erst vor kurzem etwas Näheres von der Struktur der *Balanophoraceen* bekannt geworden ist. Die Neigung der modernen Autoren, die *Balanophoraceen* neben die *Loranthaceen* zu stellen, beruht auf dem Umstand, daß bei beiden Familien ähnliche Reduktionen der Ovula vorkommen, aber in jeder sonstigen Hinsicht weicht die gemischte Gesellschaft, welche man *Balanophoraceae* nennt, so sehr von den *Loranthaceen* ab, daß ich mich mit dieser Anschauung gar nicht befreunden kann, aber ebensowenig mit der von HALLIER, welcher sie neben die *Rafflesiaceen* stellt, mit denen sie eigentlich gar nichts gemein haben. Die Schwierigkeit der Einreihung der *Balanophoraceen* liegt in der starken Reduktion der Blüten, von denen bei *Balanophora* im weiblichen Geschlecht nichts als der Nucellus des Ovulums übrig geblieben ist. Bei den meisten Repräsentanten ist die Blütenentwickelung noch so wenig bekannt, daß sogar die Untereinteilung der Familie schwierig ist. Da ich also gar nicht weiß, wo die Verwandtschaft der *Balanophoraceae* zu suchen ist, so werde ich sie hier nicht behandeln.

Dreissigste Vorlesung.

Betrachten wir jetzt HALLIERS Reihe der

Nepenthales.

Hierzu bringt HALLIER die *Cephalotaceae,* die *Circaeastraceae* (mit Zweifel), die *Nepenthaceae, Sarraceniaceae, Parnassiaceae* und *Droseraceae,* von denen die gesperrt gedruckten von ENGLER zu der Reihe der *Sarraceniales* gebracht werden. Beide Reihen entsprechen einander also in der Hauptsache. Die *Cephalotaceae,* eine Familie mit nur einer Art, *Cephalotus follicularis,* bringt ENGLER zu den *Crassulaceen.* Die *Circaeastraceae* umfassen ebenfalls nur eine Art, *C. agrestis* MAXIM. aus China und dem Himalaya. Sie ist von sehr zweifelhafter Verwandschaft, steht nach ihrem Entdecker den *Chloranthaceen (Piperinen)* am nächsten, wird aber von OLIVER als eine reduzierte Pflanze betrachtet, die vielleicht den *Anemoneen* verwandt ist. Die *Parnassiaceae,* eine Familie mit einer Gattung (*Parnassia*) und 19 Arten, wird von ENGLER den *Saxifragaceen* einverleibt. WETTSTEIN bringt die *Cephalotaceae,* die *Sarraceniaceae* und die *Nepenthaceae* zu seinen *Polycarpicae,* hält aber die Verwandtschaft der *Nepenthaceen* mit den *Droseraceen* für höchst unwahrscheinlich, bringt die *Droseraceae* zu den *Parietales* zwischen *Elatinaceae* und *Violaceen* und rechnet *Parnassia* zu den *Saxifragaceen,* während MACFARLANE *Nepenthaceae, Sarraceniaceae* und *Droseraceae* wieder für nahe verwandt hält und diese 3 Familien zwischen *Papaveraceen* und *Cistaceen* stellt. BROGNIART hat die *Nepenthaceae* als *Cytineae (Rafflesiaceae)* und LINK als *Aristolochiaceae* angesehen. Die *Sarraceniaceae* wurden von EICHLER den *Droseraceen* angereiht, von BENTHAM und HOOKER in die Nähe der *Papaveraceen* gestellt, während BAILLON die Uebereinstimmung mit den *Nymphaeaceen* hervorhebt. Alles zusammengenommen, möchte ich WETTSTEIN folgen und in die Gruppe der *Nepenthales* nur *Nepenthaceae, Sarraceniaceae* und *Cephalotaceae* aufnehmen.

Von diesen haben zweifellos die

Cephalotaceae,

zu welchen nur

Cephalotus follicularis LABILL

aus den Sümpfen von King George's Sound in Westaustralien gehört, die primitivsten Blüten.

Die Pflanze ist ein mehrjähriges Kraut mit grundständigen Blättern, die oberen davon sind einfache fast nervenlose Laubblätter, die unteren aber zu Insekten fangenden Kannen, zu sogenannten Ascidien, umgebildet, welche nach EICHLER genau so wie bei *Nepenthes* durch Einstülpung des Blattes von der Oberseite her gebildet werden.

Die Kanne ist außen mit Leisten versehen, hat an der Mündung einen gerippten Ring und ist von einem Deckel in der Jugend ganz geschlossen, später von diesem nur gegen Hineinfallen des Regenwassers geschützt. Etwas unterhalb der Insertion des Deckels hat die Kanne einen kurzen Stiel, den umgebildeten Blattstiel. An der Außenseite des Deckels sowie im Innern der Kanne finden sich vielzellige eingesenkte Drüsen, welche nach GOEBEL (Biol. Schilderungen) nach dem *Sarracenia*-Typus gebaut sind. Unterhalb des Ringes findet sich an der Innenseite der Kanne eine Gleitfläche, wie sie ebenfalls bei *Sarracenia* vorkommt. GOEBEL schließt denn auch (Biol. Schilderungen II, S. 115): „Aus der obigen kurzen Schilderung ergibt sich zunächst, daß *Cephalotus* mit *Nepenthes* nur ganz äußerliche Aehnlichkeit hat und daß der Bau der Kanne viel mehr dem des Schlauchblattes von *Sarracenia* sich nähert. Es sei nur erinnert an den Bau der Drüsen, welche keine Digestionsdrüsen sind, sondern gegen das Blattgewebe durch eine verkorkte Lamella abgegrenzte und mit dem Gefäßbündelsystem nicht in Verbindung stehende Organe, während bei *Nepenthes* ein solcher Abschluß der Drüse nicht stattfindet.“

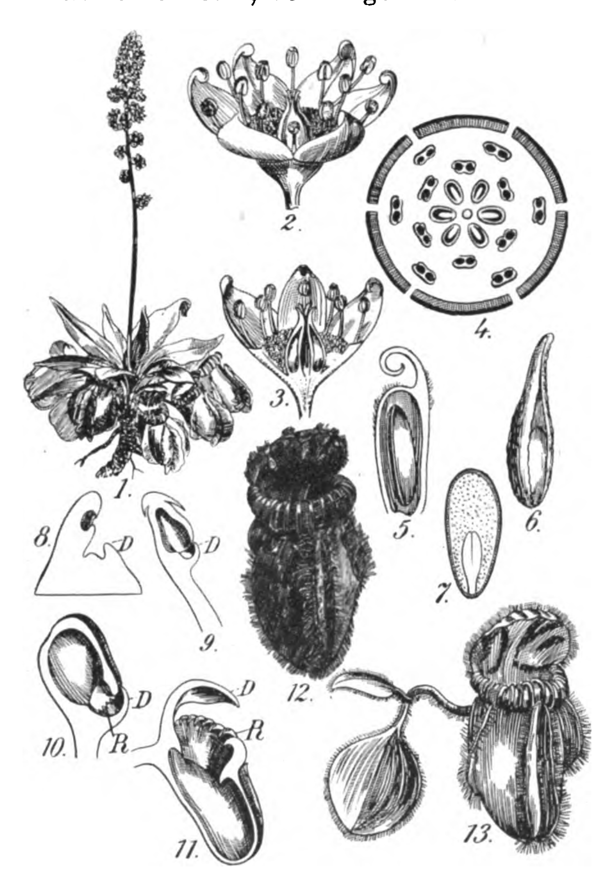


Fig. 617. Cephalotus follicularis, 1—4 nach BAILLON. 1 Habitus. 2 Blüte. 3 Selbige halbiert. 4 Diagramm. 5—7 nach LE MAOUT et DECAISNE. 5 Karpell mit Same. 6 Früchtchen mit Same. 7 Same im Längsschnitt. 8—11 Verschiedene Stadien der Entwickelung einer Kanne. D Deckel, R Rand. 12 Erwachsenes Schlauchblatt von vorne, nach GOEBEL. 13 Ein Teil der Pflanze, nach WARMING, mit Kanne und 2 gewöhnlichen Laubblättern.

Auch hat *Cephalotus* Wasserspalten, welche *Nepenthes* fehlen, und dem Inhalt der Kannen fehlt die verdauende Wirkung, welche das *Nepenthes*-Sekret besitzt, er hat aber eine starke fäulnishemmende Wirkung. Zwar zerfallen die Insektenkörper, aber nicht durch die übelriechende Fäulnis.

Goebel meint, auch weil die Gleitfläche bei *Cephalotus* in der für die *Sarraceniaceen* charakteristischen Weise gebildet ist, daß *Cephalotaceen* und *Sarraceniaceen* trotz abweichender Blumenstruktur systematisch verwandt sind. *Cephalotus* hat eine, wenigstens anscheinend, terminale Infloreszenz und kleine weißliche Blüten ohne Vorblätter. Die Blüte ist isomer, 6-gliederig. Zu äußerst findet sich eine einfache, aus 6 freien Perigonblättern bestehende Perianthhülle, dann folgen damit in regelmäßiger Alternanz 2 je 6-gliederige Staminalkreise und damit wieder alternierend 6 freie Karpelle mit kurzen Griffeln, welche zu einsamigen Balgfrüchten werden.

Die Blüte ist also mit ihrer Apokarpie, ihrem oberständigen Fruchtknoten und sämtlich freien Teilen ziemlich primitiv, jedoch durch ihre bestimmte Zahl und zyklische Anordnung auf höherer Stufe angekommen als z. B. *Magnolia.*

Die Frage ist zunächst, ist die Blüte diplostemon oder obdiplostemon? Ist der Kelch weggefallen, so ist sie diplostemon, und so erscheint sie tatsächlich, ist die Krone weggefallen, so ist sie obdiplostemon, in welchem Falle sie sich ganz der Blüte gewisser *Crassulaceen,* nämlich einiger *Sedum*-Arten nähern würde. Gegen diese Auffassung spricht aber der Umstand, daß die bei den *Crassulaceen* regelmäßig vorkommenden hypogynischen Schüppchen fehlen.

Von den *Saxifragaceen*, zu welchen *Cephalotus* vielfach gebracht wird, weicht die Pflanze durch die konstante 6-Zahl ihrer Glieder sowie durch ihre einsamigen, völlig freien Balgfrüchte ab: zwar gibt es bei *Leptarrhena* unter den *Saxifragaceen* fast freie Karpelle, diese sind aber mehrsamig und nur in der Zweizahl vorhanden, die Blüte ist also heteromer.

Sucht man anderwärts, so kommt man noch am besten bei *Menispermaceen, Berberidaceen* oder *Ranunculaceen* aus, und so ist der Anschluß, den Hallier vorschlägt, an die *Berberidaceen,* oder die Stelle, welche Wettstein für die *Cephalotaceen* wünscht, irgendwo unter den *Polycarpicae,* zu verteidigen um so mehr, als auch der Anschluß der *Sarraceniaceen* wohl in den *Ranalen* zu suchen ist, und deren Schlauchbildung, wie wir sahen, mit der von *Cephalotus* manches Uebereinstimmende darbietet.

Von den

Sarraceniaceen

steht dann *Heliamphora*, welche nicht wie die anderen *Sarraceniaceen* nur eine Blüte, sondern eine Infloreszenz hat, den *Cephalotaceen* wohl am nächsten. Die große Zahl der Staubblätter der *Sarraceniaceen*, ihr meistens 5-blättriges Perianth und ihr 5-karpellärer Fruchtknoten macht aber eine direkte Abstammung von den *Cephalotaceen* nicht gut möglich, und wir tun wohl besser, sie ebenfalls irgendwo aus den *Ranalen* hervorgehen zu lassen, auf deren Uebereinstimmungspunkte mit *Ranunculaceen* und *Nymphaeaceen* schon wiederholt hingewiesen worden ist. Die anatomische Struktur des Blütenschaftes von *Sarracenia* erinnert sehr an die der *Podophylleen* und *Leontice (Berberidaceae)*.

Die Infloreszenz ist eine armblütige (2—6) Traube; die Blüten haben ein einfaches, aus 5, seltener 4 lanzettlichen, hellrosenroten, freien Blättern gebildetes Perianth. Jede Blüte steht in der Achsel eines konkaven Tragblattes. Die Stamina sind zahlreich, der Fruchtknoten ist 3-fächerig, vieleiig. Der Griffel ist eine hohle Säule, welche

sich an der Spitze kaum verbreitert. KRAFFT fand Gelegenheit, eine ganze Infloreszenz zu untersuchen. Sie ist vom ersten Hochblatt vollständig umhüllt. Dieses Hochblatt legt sich hülsenartig um die jüngeren Knospenorgane, wobei die freien Ränder mit breiter Fläche einander anliegen, so einen Verschluß bildend. Das zweite Hochblatt, welches nicht mehr so fest die inneren Teile umhüllt, ist vom ersten um 180° entfernt, die beiden ersten Hochblätter stehen also zweizeilig. Die weiteren Hochblätter reihen sich den früheren nicht mehr zweizeilig an, sondern gehen in die $^2/_5$-Blattstellung über. Nach BENTHAM sollten alle Blüten in den Achseln der beschriebenen Hochblätter stehen. Es zeigte sich aber, daß wenigstens in den 3 ersten Hochblättern beblätterte Sprosse zweiter Ordnung stehen, an denen erst die Blüten als Achselsprossen, also als Sprosse dritter Ordnung, entstehen. Hingegen werden die Achselsprosse der höheren Hochblätter, z. B. von den Hochblättern 4 und 6, unmittelbar zu vorblattlosen Blüten. An einem Achselsproß fanden sich seitlich nach hinten zwei ganz kleine, gefäßbündellose, gleich hoch inserierte Schuppen, die sich an anderen Achselsprossen nicht fanden und wohl rudimentär gewordene Vorblätter

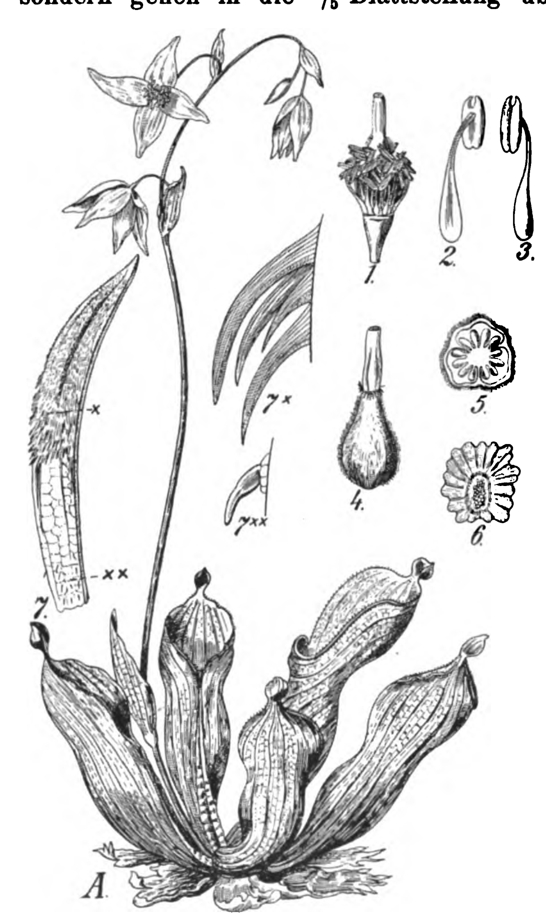


Fig. 618. Heliamphora nutans, nach BENTHAM. A Habitus. 1 Blüte nach Entfernung des Perianths. 2, 3 Verschiedene Ansichten eines Stamens. 4 Fruchtknoten mit Griffel und Narbe. 5 Querschnitt des Fruchtknotens. 6 Same. 7 Teil eines jungen Blattes mit den 2 verschiedenen Haarzonen * und **. 7*, 7** Haare aus diesen Zonen im Längsschnitt.

waren. Nur eine Art, *Heliamphora nutans*, auf der Roraimakette in Britisch Guayana.

Die Schlauchblätter wurden von KRAFFT (Inaug.-Diss. Erlangen) untersucht. Aus dieser Untersuchung geht hervor, daß sie denen von *Sarracenia* homolog sind. Man kann nach ihm an *Heliamphora* 3 verschiedene Blattypen unterscheiden: die normalen Schlauchblätter, verkümmerte Schlauchblätter und Assimilationsblätter mit breiter Spreite, welche letztere aber ebenfalls, wie ihr hohler Stiel zeigt, verkümmerte Schlauchblätter sind. Die Schlauchblätter sind denen der *Sarracenia purpurea* sehr ähnlich; die Blätter sind grün, nur die löffelförmig aus-

gehöhlte Spitze ist innen schön rot und ebenso die Dorsalrippe; in der Heimat soll aber nach IM THURM der Schlauch rot geädert sein. Auf der Innenfläche des Löffels sind schon mit bloßem Auge verschiedene Vertiefungen wahrzunehmen, welche besonders große Drüsen darstellen. Auf der Innenseite des Löffels können Haare sein, sie können aber auch fehlen. Der Mund des Schlauches, dessen oberer Teil von KRAFFT als Deckel bezeichnet wird, ist mit dichten Haaren besetzt, sie haben eine hübsch gestreifte, durch steife Verdickungsleisten gebildete Wand. Zwischen ihnen gibt es Drüsen vom Typus der *Sarracenien*, auch mehrzellige äußerst zierliche Drüsen, diese scheiden alle Zucker aus. Auf die Haarzone folgt eine glatte Fläche, dann die Reusenzone mit abwärts gerichteten Haaren und eigentümlichen Spaltöffnungen, denen sonstiger Pflanzen mit lackierten Blättern (vergl. VOLKENS Ber. D. bot. Ges., 1890, p. 126) ähnlich. Die Haare der Reusenzone sind denen von *Sarracenia purpurea* gleich, der untere Teil des Schlauches ist wieder glatt. Die von BENTHAM gegebene Figur ist also richtig, nur fehlte dem abgebildeten ganzen Schlauche offenbar der Löffel.

Es gibt bei *Heliamphora* 3 verschiedene Drüsenarten, nämlich vielzellige große Drüsen, welche auf der Innenseite des Löffels und noch etwas darüber hinaus vorkommen, die mehrzelligen Drüsen und diejenigen vom Typus der *Sarraceniaceen*, welch letztere beide auf der Deckelinnenseite und auf der ganzen Außenseite der normalen Schlauchblätter und der spreitenförmigen Blätter, wie auch bei den Niederblättern vorhanden sind. Bei den rudimentären Schlauchblättern kommen nur Drüsen vom *Sarracenia*-Typus vor. Die mehrzelligen Drüsen sind nichts weiter als *Sarracenia*-Drüsen, welche durch Zellteilung sich vergrößert haben, und dasselbe gilt für die vielzelligen großen Drüsen, so daß auch in dieser Hinsicht *Heliamphora* zweifellos zu den *Sarraceniaceen* gehört. Die Drüsen scheiden Zucker aus, und durch sie ist *Heliamphora* ein vorzüglicher Insektenfänger.

Sowohl *Darlingtonia* wie *Sarracenia* fehlt eine Infloreszenz, die Blüten stehen einzeln am Ende eines Schaftes, auch ist die Blütenhülle nicht einfach, sondern doppelt, und der Fruchtknoten ist 5-fächerig statt 3-fächerig, dementsprechend sind 5 Narben vorhanden; wie bei *Heliamphora* ist aber die Zahl der Stamina groß.

Betrachten wir zunächst

Darlingtonia,

welche nur eine Art, *D. californica*, zählt, die auf Gebirgssümpfen der Sierra Nevada in einer Meereshöhe von 300—2000 m wächst und bis 1 m lange Schlauchblätter bilden kann.

Die Blüte hat 5 weißliche Kelchblätter, 5 abstehende, purpurne Korollenblätter und vor jedem Korollenblatte 3 Stamina, im ganzen also 15. Der 5-blättrige Fruchtknoten ist am Scheitel konkav, vom Boden dieser Einsenkung erhebt sich der kurze Griffel mit 5 abstehenden, nach oben gekrümmten Narbenlappen, welche die Narbenfläche an ihrer Unterseite haben. Während die Samen der *Heliamphora* geflügelt sind, sind sie hier ungeflügelt.

Alle *Sarraceniaceae* stimmen darin überein, daß, abgesehen von den Kotyledonen, sämtliche Blätter als Schlauchblätter ausgebildet sind, „was hier (sagt GOEBEL, Biol. Schilderungen, p. 73) deshalb betont sein mag, weil in der Literatur sich Abbildungen und Angaben finden, nach denen

es scheinen könnte, als ob es *Sarracenien* mit zweierlei Blattformen etwa wie *Cephalotus*, gäbe". Die scheinbaren Blätter gewisser *Sarracenien* sind, ebenso wie die von *Heliamphora*, wie wir später sehen werden, verkümmerte Schlauchblätter. Nur folgt bei *Darlingtonia* auf die beiden Kotyledonen ein kleines flaches Blättchen, welches nach GOEBEL wohl als der letzte Rest der ursprünglichen normalen Blattform betrachtet werden darf.

Die Schlauchbildung wurde von GOEBEL bei *Darlingtonia* und *Sarracenia* untersucht und verläuft bei beiden gleich. Es entsteht nämlich wie bei der Bildung eines schildförmigen Blattes eine Wucherung (A, Fig. 619, 6; D ist die Blattspitze, S der Blattgrund) auf der (adaxialen) Oberseite des Blattes. So bildet sich zwischen der Wucherung und der ursprünglichen Blattlamina eine Vertiefung (M, Fig. 619, 6). die Schlauchanlage, welche je länger um so tiefer wird; dieser Schlauch ist also nicht, wie man oft sagt, ein ausgehöhlter Blattstiel und der über den Schlauch hervorragende Teil (sehr entwickelt bei *Sarracenia purpurea*) die Lamina, denn *Darlingtonia* hat überhaupt keinen Blattstiel, und die Schlauchanlage liegt, wie Fig. 619, 6 zeigt, oberhalb des Blattgrundes (S). Die ganze Blattanlage mit Ausschluß des Blattgrundes ist hier also an der Schlauchbildung beteiligt. Bei *Sarracenia* ist in der Tat unten am Schlauchblatte ein Blattstiel vorhanden, der aber nicht hohl, sondern solide ist, auch da ist der Schlauch eine Bildung des Laminarteiles.



Fig. 619. **Darlingtonia californica** TORR. 1 Habitus nach Bot. Mag., t. 5920. 2 Oberer Teil eines Schlauchblattes, nach GOEBEL. 3 Rückschlagsproß, nach GOEBEL, die Form der Blätter stimmt mit derjenigen der Keimpflanzen überein. 4 Junges Schlauchblatt eines Rückschlagsprosses, nach GOEBEL. 5—11 Schlauchentwickelung, nach GOEBEL. 5 Junge Schlauchanlage von vorn. *M* Mündung des Schlauches. S Scheidenteil desselben. 6 Längsschnitt durch eine junge Schlauchanlage. D Blattspitze. A Auswuchs, welcher auf der Blattoberseite aufgetreten ist, M und S wie in Fig. 5. 7—11 Seitenansichten verschiedener alter Schlauchanlagen. L Anlage der Lappen.

Bei *Darlingtonia* wird also die ganze vordere Hälfte des Schlauches von der Wucherung A der Fig. 619, 6 gebildet, es kommt aber, da die Hinterwand des Schlauches stärker wächst als die Vorderwand, die Schlauchmündung bald seitlich zu liegen. Auch bei *Sarracenia* ist das so, und der Deckel ist nichts als die stärker gewachsene hintere, der Blattspitze entsprechende Partie der Schlauchwand.

Bei den Keimpflanzen ist die Blattspitze, wie bei den Keimpflanzen der *Sarracenien* und auch bei erwachsenen *S. variolaris*, zu einem langen schwanzähnlichen Gebilde ausgezogen, und solche Kannen treten bei *D. californica* auch als Rückschlagbildungen auf, sind also wohl als die ursprüngliche Form der Schlauchblätter der *Sarraceniaceen* zu betrachten. Von hier aus hat eine Weiterentwickelung in 2 Richtungen stattgefunden, bei der einen ist die Schlauchmündung nicht mehr überwölbt, sondern die verlängerte Hinterwand des Schlauches steht mehr oder weniger vertikal (z. B. *S. purpurea*), bei der anderen ist die Ueberwölbung noch viel vollständiger geworden (*S. psittacina*, *Darlingtonia*), indem bei *Darlingtonia* z. B. die Blattspitze sich besonders stark über die Eingangsöffnung hinaus verlängert und sich in 2 Anhängsel teilt. Auch die Kannen von *Nepenthes* entwickeln sich prinzipiell wie jene von *Sarracenia*, und das gilt auch für *Cephalotus*, so daß es in der Tat angebracht ist, *Cephalotaceae*, *Sarraceniaceae* und *Nepenthaceen* als verwandt zu betrachten, nur für *Heliamphora* bleibt dies zunächst zweifelhaft, da die Möglichkeit nicht ausgeschlossen ist, daß der Schlauch

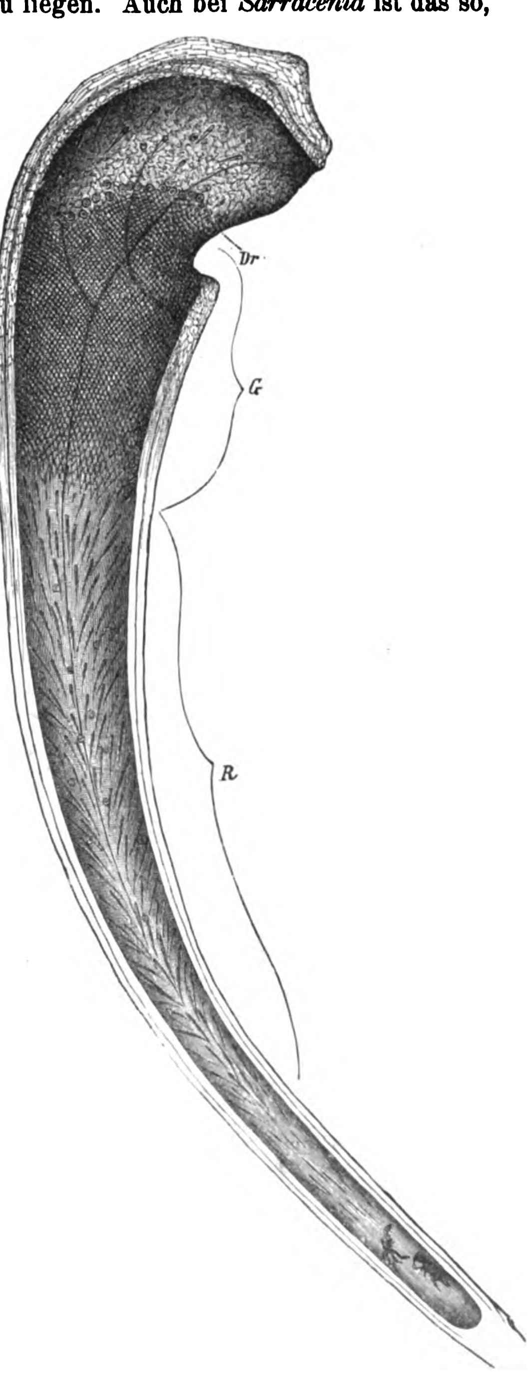


Fig. 620. Halbiertes Blatt einer Keimpflanze von Sarracenia psittacina, von innen gesehen. Dr Drüsenzone, G Gleitfläche, R mit Reusenhaaren besetzte Zone, nach GOEBEL.

hier in ganz anderer Weise entsteht, nämlich durch Umbiegung des ganzen Blattes und Verwachsung der umgeschlagenen Ränder.

Betrachten wir jetzt einmal den inneren Bau der erwachsenen *Sarracenien*-Blätter.

Wir finden in den Schlauchblättern von *Sarracenia* 4 Zonen. Die oberste, die Drüsenzone, umfaßt den inneren Teil des Deckels bis zu der in der Figur 620 mit Dr bezeichneten Grenze. Sie trägt vereinzelte, lange, abwärts gerichtete Haare und namentlich in ihrem untern Teile honigabscheidende Drüsen. Darauf folgt die Gleitzone, welche aus Zellen mit dachziegelartig angeordneten, nach unten gerichteten Vorsprüngen besteht, die einem Insektenfuße keinen Halt geben; dann folgt eine Zone mit langen, abwärts gerichteten Haaren, die GOEBEL als Reusenhaare bezeichnet; auch zwischen ihnen finden sich noch Drüsen, und dann kommt eine Zone, in der Drüsen und Haare fehlen und nur eine glattwandige Epidermis vorhanden ist. So in den Schläuchen der Keimpflanze, in den älteren Schläuchen ist die Gleitzone weit kleiner.

Schon 1810 beschreibt Mc BRIDE, wie die Fliegen, vom Honig und der schönen Farbe angezogen, sich auf die Gleitzone wagen und hinunterstürzen. *Cephalotus* scheidet hingegen keinen Honig ab, fängt aber doch, wohl durch die schöne Farbe angelockte, Insekten.

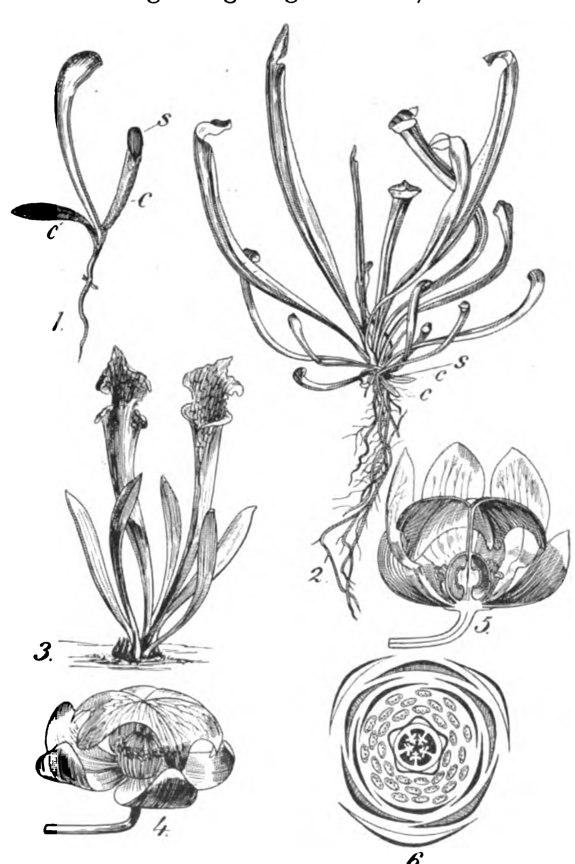


Fig. 621. Sarracenia psittacina, nach GOEBEL. 1 Keimpflanze mit 2 Kotyledonen C, C, dem einen hängt noch die Samenschale S an. 2 S. Drummondi, junge Pflanze. C, C Kotyledonen, S Samenschale, nach GOEBEL. 3 S. Drummondi, nach BAILLON, junge Pflanze, unten verkümmerte Schlauchblätter. 4—6 S. purpurea, nach BAILLON. 4 Blüte. 5 Selbige halbiert. 6 Diagramm der Blüte.

Ebensowenig wie *Cephalotus* oder *Heliamphora* scheiden die *Sarracenien* ein verdauendes Enzym aus, die Tiere zerfallen durch die Wirkung von Mikroorganismen, aber, wie es scheint, nicht durch die die gewöhnliche Fäulnis erregenden, deren Entwickelung im Gegenteil durch den Kannensaft gehemmt wird, während hingegen *Nepenthes* wohl verdauende Enzyme bildet.

Betrachten wir jetzt noch

Sarracenia.

Die Schlauchblätter haben wir schon besprochen, auch schon erwähnt, daß die anscheinend normalen Laubblätter, welche zumal bei *S. Drummondi* und *S. flava* vorkommen, keine normalen Laubblätter, sondern aus Schlauchblättern dadurch hervorgegangen sind, daß der auch hier angelegte Schlauch, wie GOEBEL zeigte, verkümmerte.

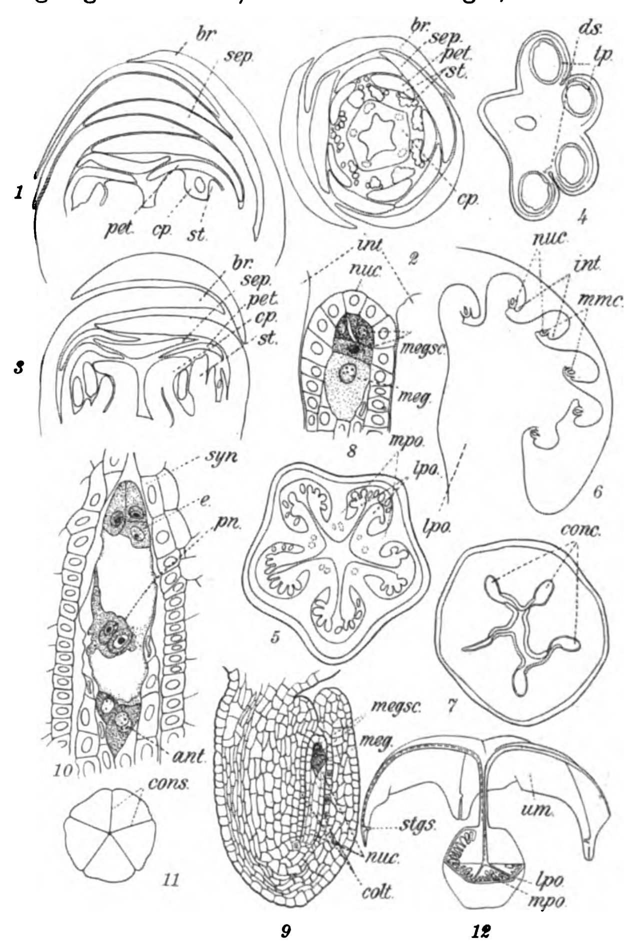


Fig. 622. Sarracenia purpurea, nach SHREVE. 1 Längsschnitt einer jungen Blütenknospe. br Bractee, sep Sepala, pet Petala, cp Karpelle, st Stamina. 2 Querschnitt einer jungen Blütenknospe. 3 Längsschnitt einer älteren Blütenknospe. 4 Querschnitt einer reifen Anthere. ds Aufsprunglinie, tp Tapetum. 5 Querschnitt eines reifen Fruchtknotens. lpo lateraler Placentarauswuchs, mpo Hauptplacentarauswuchs. 6 Querschnitt eines lateralen Placentarauswuchses. 7 Querschnitt des Griffels zur Zeit der Pollinierung. conc Leitungskanäle. 8 Makrosporentetrade, die mikropyläre Tochterzelle hat sich längsgeteilt. 9 Längsschnitt des Ovulums. colt Columnargewebe, meg Makrospore, megsc Schwesterzelle derselben. 10 Reifer Embryosack im Längsschnitt. 11 Narbe von oben gesehen. 12 Ovar im Längsschnitt, die punktierte Linie links gibt den Verlauf des Pollenschlauches an.

Die Blüte von *Sarracenia* hat 8—9 Kelchblätter, von denen die 3 kleineren dem Kelch zugerechnet werden können, mit dem sie ja eine

kontinuierliche Spirale bilden. Oder aber sie können als Involucrum betrachtet werden, in welchem Falle der Kelch hier, wie bei *Darlingtonia,* aus 5(—6) Sepalen besteht; dann folgen 5(—6) gefärbte Korollenblätter, ein 5(—6)-fächeriger Fruchtknoten und ein Griffel mit einer sehr eigentümlichen, 5- bis 6-lappigen, schirmförmigen Narbe, die man sich durch Verbreiterung der Strahlen aus den Narben von *Darlingtonia* hervorgegangen denken kann. Ueber die Bestäubung siehe HILDEBRANDT in Ber. Deutsch. Bot. Ges., I, p. 457.

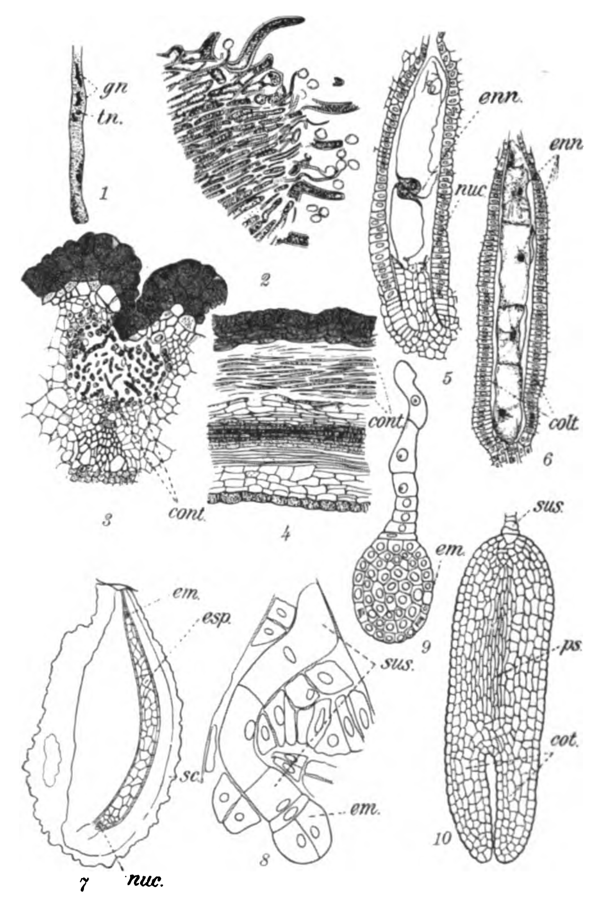


Fig. 623. Sarracenia purpurea, nach SHREVE. 1 Pollenschlauchspitze, der Narbe entnommen. gn generativer Kern, tn Schlauchkern. 2 Längsschnitt einer Narbenfläche mit keimendem Pollen. 3 Querschnitt der oberen schirmförmigen Verbreiterung des Griffels, das Geleitgewebe (cont) und die drüsenartige Epidermis zeigend. 4 Längsschnitt durch einen Teil des Griffels. 5 Embryosack mit zweizelligem Endosperm. enn Endospermkerne, nuc Nucellus. 6 Vierzelliges Endosperm. colt Columnargewebe. 7 Längsschnitt des Samens durch den Flügel. esp Endosperm, em Embryo, sc Samenschale. 8—10 Embryoentwickelung.

Die Entwickelung von *Sarracenia purpurea* ist von FORREST SHREVE, Bot. Gaz., Bd. 42, 1906, untersucht. Aus diesen Untersuchungen geht hervor, daß die zahlreichen Stamina (70—80) in 10 Gruppen entstehen, daß die Antheren 4-lokulär sind und eine doppelte, aus 2-kernigen Zellen bestehende Tapetumschicht haben, welche vom primären Archespor

gebildet wird. Die Tetradenbildung findet simultan statt, der Mikrosporenkern teilt sich vor dem Aufspringen der Antheren. Die Chromosomenzahl der x-Generation ist 12.

Im Ovulum findet sich eine Archesporzelle, welche zur Makrosporenmutterzelle wird, ohne eine parietale Zelle zu bilden. Sie läßt eine Reihe von Makrosporen entstehen, von denen die chalazale sich weiter entwickelt und einen Embryosack des üblichen Typus bildet. Das Ovulum ist anatrop und hat nur ein Integument. Die Polkerne verschmelzen, und es bildet sich nach der bald folgenden Teilung eine Querwand, welche den Embryosack in 2 gleiche Hälften zerlegt; das geht so weiter, bis 8 Endospermzellen in einer Reihe liegen, erst dann werden die Teilungen unregelmäßig, und wenn das Endosperm aus etwa 150 Zellen besteht, hat es das Nucellargewebe so ziemlich zerstört. Die Pollenschläuche wachsen durch ein wohldifferenziertes Leitgewebe in dem oberen ausgebreiteten Teil des Griffels in den stielförmigen Teil hinunter, verfolgen dann ihren Weg durch schizogene Kanäle in diesem stielförmigen Teil und zwischen den placentaren Auswüchsen bis an die Ovula. Der generative Kern teilt sich, bevor der Pollenschlauch in den stielförmigen Teil vorgedrungen ist. Der Embryo ist lang, gerade und hat 2 Kotyledonen. Die Samenschale ist die äußere Integumentschicht, das erste Blatt ist schon ein Schlauchblatt. Dies entwickelt sich, wie oben nach GOEBEL für *Darlingtonia* angegeben.

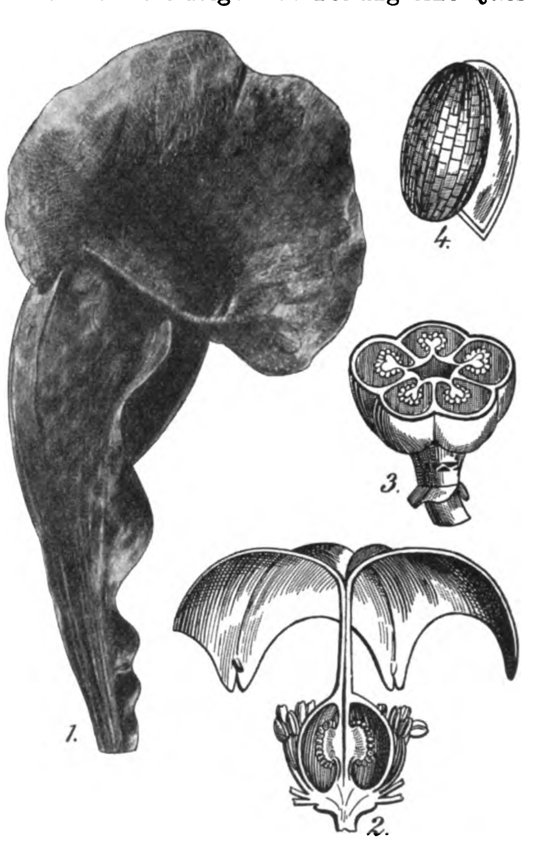


Fig. 624. Sarracenia purpurea. 1 Schlauchblatt, nach GOEBEL, der untere Teil mit der Scheide ist nicht wiedergegeben. 2—4 nach WUNSCHMANN. 2 Blüte halbiert, nach Entfernung des Perianths. 3 Querschnitt des Fruchtknotens. 4 Same.

Die Familie der

Nepenthaceen

hat mit *Heliamphora* die Infloreszenz gemein, sowie das einfache, vielfach 4-blätterige Perianth, die Zahl der Stamina kann auch hier viele, bis 24, betragen, aber auch auf 4 hinuntersinken. Wie bei *Heliamphora*, können 3 Karpelle vorkommen, meistens gibt es aber deren 4. Da auch die Schläuche der Hauptsache nach wie bei den *Sarracenieen* gebildet

werden, ist es wohl am besten, die *Nepenthaceen* von *Heliamphora*-artigen *Sarraceniaceen* herzuleiten, von denen sie aber weiter dadurch abweichen, daß die Blüten unisexuell, diöcisch, und daß die Filamente der Stamina zu einer kurzen Röhre verwachsen sind, welche von den köpfchenartigen genäherten Antheren gekrönt wird.

So wie bei *Sarracenia*, sind nach GOEBEL bei *Nepenthes* außer Kotyledonen nur Schlauchblätter vorhanden, indem die scheinbar normalen Laubblätter dieser Pflanzen nur dadurch entstehen, daß die an der Blattspitze vorhandene Kannenanlage verkümmert. Eine solche Verkümmerung tritt regelmäßig bei *Nepenthes ampullaria* ein, indem zweierlei Blätter gebildet werden, zwischen denen es nicht an Uebergängen fehlt. Die einen bestehen aus einer gestielten Kanne, und diese stehen auf kurzen

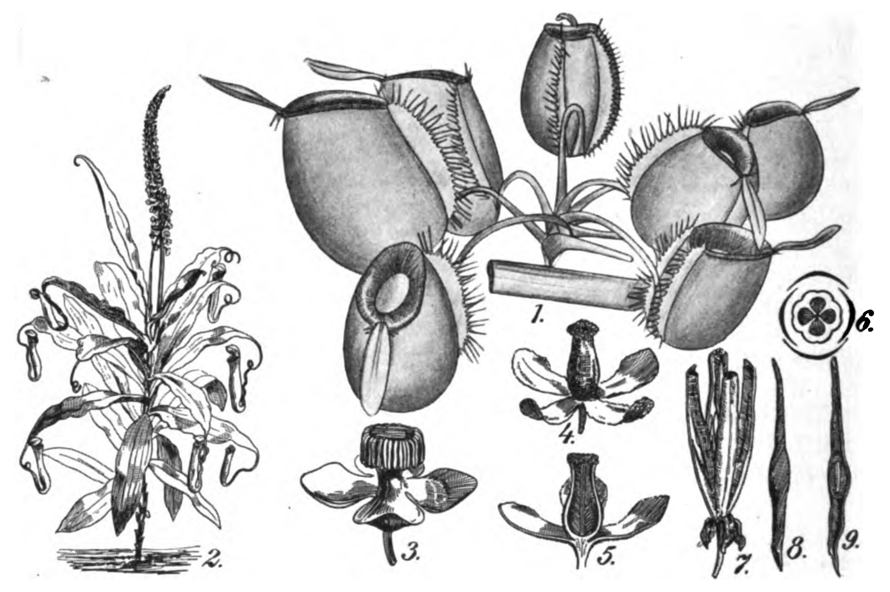


Fig. 625. Nepenthes. 1 N. ampullaria, Rhizomstück einer auf Singapore gesammelten Pflanze, nach GOEBEL, eine Seitenknospe des Rhizoms trägt Schläuche, an denen der Blattgrund nicht erweitert ist, die sogenannte Lamina (in Fig. 2 sichtbar) also fehlt. 2—9 N. destillatoria, nach BAILLON. 2 Habitus. 3 ♂ Blüte. 4 ♀ Blüte. 5 Selbige halbiert. 6 Diagramm der ♀ Blüte. 7 Aufgesprungene Frucht. 8 Same. 9 Selbiger halbiert.

Zweigen am Boden, bei den anderen ist die Kannenanlage frühzeitig verkümmert und erscheint nur noch als bräunliches Ende eines als Ranke dienenden blattstielähnlichen Fortsatzes an der Spitze einer großen Blattspreite. *N. ampullaria* ist denn auch ein Strauch, der mittels dieser letzteren Blätter bis hoch in die Baumkronen hinaufklettert. Eine solche Arbeitsteilung ist aber Ausnahme, meistens bestehen alle Blätter, deren Kannenanlagen nicht verkümmern, aus 3 Teilen, nämlich aus einer meist sessilen Spreite, welche sich in einen gewöhnlich als Ranke dienenden, zylindrischen Teil fortsetzt und mit einer mit Deckel versehenen Kanne endigt. Kultur bei ungenügender Nahrung oder ungenügender Feuchtigkeit, wobei die Kannenanlagen besonders leicht verkümmern, kann dazu führen, daß Pflanzen entstehen, welche fast gar keine Kannen ausbilden, auch geht aus Versuchen von SACHS hervor, daß gewisse Arten des Kontaktreizes des angeklammerten Rankenteiles

des Blattes bedürfen, um ihre Kannen auszubilden, so daß, falls diesen Rankenteilen keine Gelegenheit zum Angreifen gegeben wird, die Pflanzen kannenlos bleiben.

Das Zentrum des Verbreitungsbezirkes liegt in Melanesien, speziell in Borneo, von dort erstreckt er sich westlich bis nach Madagaskar und den Seychellen, östlich nach Neuguinea und Australien.

Die meisten *Nepenthes*-Arten haben ein kriechendes Rhizom, das im Boden wurzelt, andere sind Epiphyten, einige wachsen hoch in der kühlfeuchten Gebirgszone, andere in der Ebene, einige im Urwald, andere auf Grasflächen, wo einzelne Sträucher vorhanden sind, an denen sie emporklettern können, und KORTHALS fand *N. gracilis* an der Südostküste von Borneo auf trockenen, sandigen Steingründen; sie besitzt an ihrem Rhizom unregelmäßig runde oder mehr langgestreckte Knollen, welche wohl als Wasserspeicher dienen. Im allgemeinen aber sind die *Nepenthes*-Arten Bewohner sumpfiger Wälder oder der feuchten Bergregion, und zwar sind die meisten Kletterpflanzen.

Die Samen sind sehr leicht und klein und besitzen zwei langgestreckte Anhängsel, mit Luft gefüllte Aufblähungen der äußeren Samenschale. Das Gewicht eines Samens von *Nepenthes phyllamphora* beträgt nur 0,000035 g.

Bei der Keimung treten nach den Kotyledonen sofort Schlauchblätter auf, welche aber von den später entwickelten bedeutend abweichen; weder Ranke noch Blattspreite sind vorhanden, sondern der Schlauch gleicht vielmehr dem einer *Sarracenia*. Er zeigt auch jetzt schon einen kleinen Deckel, der aber nicht, wie bei *Sarracenia*, das Ende der Blattanlage ist. Dieses wird vielmehr dargestellt durch eine kleine Spitze an der Außenseite des Deckels. Die folgenden Schlauchblätter ändern ihre Gestalt, und zwar entwickelt sich der Blattgrund zu einer grünen Blattfläche und noch später verschmälert er sich unterhalb des Kannenansatzes. Die Einschnürung des Blattgrundes ist aber noch flach, von einer mehr oder weniger zylindrischen Ranke ist noch nichts vorhanden. Auch diese tritt aber bald auf, ist jedoch zunächst noch nicht für Berührung reizbar.

Aus der Entwickelung geht hervor, daß die Kanne wie bei *Sarracenia* gebildet wird, nur daß hier der Deckel ebenso wie die Vorderwand der Kanne eine Wucherung der Blattoberseite ist, welche oberhalb der Schlauchöffnung entsteht. Die Blattspitze bleibt so wie bei *Sarracenia* bestehen, bleibt aber rudimentär, so daß gegenüber *Sarracenia* nur das Auftreten des Deckels neu ist.

Bei den meisten *Nepenthes*-Arten ist die Kanne innen oben glatt, als Gleitzone ausgebildet, unten mit Verdauungsdrüsen besetzt, auch gibt es Arten, bei denen das ganze Schlauchinnere mit Drüsen besetzt ist (z. B. *N. ampullaria*). Auch gibt es viele Arten, die an der Unterseite des Deckels Honig absondern. Daß die *Nepenthes*-Kannen im Gegensatz zu den *Sarracenia*-Schläuchen richtige Verdauungsenzyme bilden, wurde schon erwähnt.

Recht bemerkenswert ist der Umstand aber, daß es Insekten gibt, welche in der sonst für diese so verhängnisvollen *Nepenthes*-Flüssigkeit ihre Entwickelung durchmachen. Es war bei *Sarracenia* und *Cephalotus* durch GOEBEL bekannt, daß in ihren Schlauchblättern verschiedene Tiere leben, aber diese Pflanzen scheiden keine Verdauungsenzyme ab. CLAUTRIAU hatte schon auf den Umstand in Tjibodas aufmerksam gemacht und eine Fliegenlarve und eine andere nicht näher bestimmte Insektenlarve gefunden, über deren Vorkommen in den Kannen er sagt: „Ce sont là des contre-adaptations peu expliquées actuellement et qui sont à peu

près du même ordre que la non-digestion de la muqueuse stomacale ou intestinale sous l'influence du suc gastrique ou du suc pancréatique.“ JENSEN hat darüber in der TREUB-Festschrift näher berichtet, zusammen mit DE MEYERE, der die von JENSEN großgezogenen Insekten bestimmte. Bei Tjibodas ist *Nepenthes* recht häufig, und es fiel JENSEN zunächst auf, wie viele und wie große Tiere in den Bechern den Tod finden. So fand er ziemlich große Tausendfüßler, Kakerlaken und Schmetterlinge, ja selbst einen 3–5 cm langen Skorpion; häufig sind so viele Tiere ertrunken, daß der Inhalt ganz abscheulich stinkt. Die verschiedenen Angaben, wonach nur sehr wenige Tiere in den Bechern sich finden,



Fig. 626. Nepenthes. 1 Same einer Art vom Gunung Guntur auf Java, im Längsschnitt, nach GOEBEL, die großen Luftsäcke zwischen äußerer und innerer Samenschale zeigend. 2 Nepenthes spec., Keimpflanze nach GOEBEL. C, C Kotyledon, S Spitze der Schlauchblätter. 3 Aeltere Keimpflanze einer Art vom Gunung Guntur, nach GOEBEL, die Kotyledonen und die ersten Blätter nicht mehr vorhanden, die folgenden zeigen noch keine „Ranke“. 4 Kanne von S. Rafflesiana, nach GOEBEL. 5—7 Junge Schlauchblätter, wahrscheinlich von N. melamphora, nach GOEBEL. 5 Von vorne. Sp Blattspitze, D Wucherung, welche sich zum Deckel entwickelt, K Kanne, S Scheidenteil (Blattgrund). 6 Von der Seite. 7 Aelteres Schlauchblatt von der Seite. 8 Nepenthes gracilis KORTH, nach SACHS, mit halbierter Urne, unten die Drüsenzone.

stimmen also gar nicht mit den Umständen in Tjibodas überein. Aber trotz der vielen in sechs Jahren untersuchten Becher fand JENSEN nie einen, in dem sich keine lebenden Tiere befanden, es stellte sich heraus, daß im ganzen 9 Arten, 3 Fliegenlarven, 4 Mückenlarven, ein kleiner Rundwurm und eine Milbe die Flüssigkeit ohne Schaden bewohnen. Alle diese „Nepentheswürmer“ sind wie die „Würmer“ der Tiere auffallenderweise weißlich und haben eine besonders dicke Haut, einige sind auch ziemlich schleimig; die Kutikula war aber nicht dicker als bei gewöhnlichen Mückenlarven, und bald stellte sich heraus, daß die an das Leben in den *Nepenthes*-Kannen angepaßten Tiere Antifermente ausscheiden, wie die Eingeweidewürmer der Tiere, und so imstande sind, dort zu leben; für näheres sei auf die Arbeit selbst verwiesen.

Einunddreissigste Vorlesung.

Von den *Proterogenen* bleiben nun noch die

Rhoeadinen

zu besprechen übrig, zu welchen HALLIER die *Papaveraceen* (inkl. *Fumariaceen*), *Capparidaceen*, *Resedaceen* und *Cruciferen* bringt, das heißt also in der ursprünglichen Fassung A. BRAUNS, welche auch von EICHLER völlig adoptiert wurde. Später stellte BAILLON *Moringa* zu den *Rhoeadinen*, was von EICHLER, nicht jedoch von ENGLER und WETTSTEIN, akzeptiert wurde, während RADLKOFER *Brettschneidera*, die von HEMSLEY zu den *Sapindaceen* gestellt wurde, in Hinsicht auf vorhandene, den

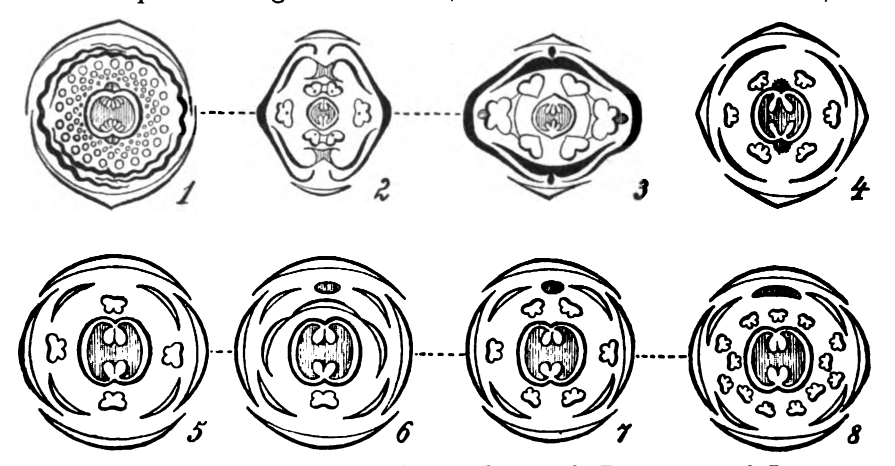


Fig. 627. Blütendiagramme der Rhoeadales, nach EICHLER. 1—3 Papaveraceae. 1 Glaucium. 2 Hypecoum procumbens. 3 Dicentra formosa. 4 Cruciferen. 5—8 Capparidaceae. 5 Cleome tetrandra. 6 Dactylaena micrantha. 7 Cleome spinosa. 8 Polanisia graveolens, in den 3 letzteren Diagrammen oben die Diskusdrüse.

Myrosinzellen von *Moringa* ganz ähnliche Sekretzellen in die Nähe der *Capparidaceen* brachte. Da EICHLER schon auf die Möglichkeit hingewiesen hatte, daß *Moringa* in die Nähe der *Aesculineen* gehören könnte, folgt daraus wohl, daß *Moringa* und *Bretschneidera* verwandt sind, woraus natürlich noch keineswegs folgt, daß sie *Capparidaceen* oder *Sapindaceen* sein sollen. HALLIER meint denn auch, sie am besten den *Caesalpineen*

einzuverleiben, worin ich ihm folgen und also die *Rhoeadinen* in ihrer alten Fassung belassen möchte.

Die *Rhoeadinen* sind hauptsächlich krautige Pflanzen mit alternierenden Blättern, welche zu Fiederspaltung und zu einfacher oder mehrfacher Dreiteilung neigen. Die Blüten sind aktinomorph oder zygomorph, vorherrschend zwitterig, mit Kelch und Krone, doch kann letztere bisweilen fehlen. Die Perianthkreise sind 2-, 3-, 4-, selten 5-zählig (meist 3- oder 4-zählig), Stamina in gleicher Zahl wie die Korollenblätter oder mehr. Fruchtknoten synkarp, aus 2 bis vielen Karpellen gebildet, einfächerig oder sekundär mehrfächerig, fast stets oberständig. Narben häufig kommissural (über den Verwachsungslinien der Karpelle stehend). Gefäßdurchbrechungen und Tüpfel des Holzprosenchyms sind schon einfach. Ovula crassinucellat, bitegminär. Samen gekrümmt, meist schon ohne Endosperm. Die meisten *Papaveraceen* haben Milchsaftzellen und gegliederte Milchsaftröhren, die *Fumarioideen* dieser Familie Schlauchzellen, die *Capparidaceen* und *Cruciferen* Myrosinzellen. Die Diagramme der Fig. 627 mögen eine Uebersicht der Blütenstruktur der hierher gehörigen Familien geben.

Für die Diagramme der *Resedaceen* siehe dort.

Die

Papaveraceen

werden wegen der Di- oder Trimerie der Blüten von PRANTL an die *Berberidaceae*, von HALLIER an die *Lardizabalaceen* angeschlossen, was also so ziemlich auf dasselbe hinauskommt. Typisch für die Familie ist aber sicher die Dimerie, so daß man mit WETTSTEIN die Familie recht gut folgendermaßen definieren kann: Krautige Pflanzen, häufig mit Milchsaft. Blüten aktinomorph oder zygomorph mit 2 (meist bald abfallenden) Kelchblättern und 4 Kronenblättern, 4—∞ Staubblättern und einem 2- bis vielblätterigen, synkarpen, einfächerigen, 1- bis vielsamigen, oberständigen Fruchtknoten. Frucht eine Kapsel, Bruchfrucht oder Schließfrucht. Samen mit ölhaltigem Endosperm. Trimere Blüten finden sich bei *Hesperomecon, Maconella, Platystemon* und *Romneya*, alle 4 im pazifischen Nordamerika, weshalb HALLIER annimmt, daß die *Papaveraceen* in Amerika aus *Lardizabaleen* hervorgegangen sind. *Platystemon* kann man aber, wie wir bald sehen werden, recht gut von *Ranunculaceen* herleiten, so daß ich bloß sagen möchte, daß die *Papaveraceen Ranalen* entstammen.

Die *Papaveraceen* lassen sich in folgender Weise in Unterfamilien zerlegen:

Papaveroideae: Alle Kronenblätter ungespornt. Stamina 6—∞.
Hypecoideae: Alle Kronenblätter ungespornt. Stamina 4.
Fumarioideae: Beide äußere Kronblätter oder eines von ihnen mit sackartiger Erweiterung oder Sporn. Blüten daher transversal oder median zygomorph. 2 dreiteilige Staubblätter.

Zu den *Papaveroideen* gehören *Platystigma, Platystemon* (interessant, weil sich die Frucht schließlich in die einzelnen Fruchtblätter trennt, also nachträglich wieder apokarp wird), *Romneya, Dendromecon, Hunnemannia, Escholtzia* (zusammen die *Eschscholtzieae* bildend), *Glaucium, Roemeria, Cathcartia, Meconopsis, Argemone, Papaver, Arctomecon, Canbya* (zusammen die *Papavereae* bildend).

Zu den *Hypecoideae* gehören *Pteridophyllum* und *Hypecoum*, zu den *Fumarioideen Dicentra, Adlumia, Corydalis, Sarcocapnos* und *Fumaria*.

Die gesperrt gedruckten Gattungen wollen wir ganz kurz besprechen.

Papaveroideae

Platystemon

zählt nur eine einjährige Art, *P. californicus*, ein milchsaftführendes Kraut mit ungeteilten, oberwärts gerichteten Blättern und terminalen langgestielten Blüten. Mit Recht weist Baillon darauf hin, daß diese Gattung den Uebergang der *Ranunculaceen* zu den *Papaveraceen* bildet.

Der Blütenboden ist etwas eingesenkt, auf dem Rande finden sich von außen nach innen ein 3-zähliger Kelch und eine aus zwei 3-gliedrigen Kreisen bestehende Korolle, eine ∞-Zahl von Staubblättern und ein aus vielen Karpellen gebildeter Fruchtknoten. Die Karpelle sind in ihrem oberen griffelartigen Teile frei, während sie seitlich verwachsen sind, später aber bei der Fruchtreife trennen sie sich wieder und zeigen also, daß die Synkarpie noch sehr unvollständig ist. Jedes Karpell enthält eine Anzahl Samen, zwischen denen die Fruchtwand verdickt ist und eine falsche Scheidewand bildet. Oft zerbrechen die Früchte an diesen Scheidewänden in einsamige Stückchen. Der Same hat ein reichliches Endosperm und einen kleinen Embryo. *Platystemon* und *Romneya* sind nahe verwandt.

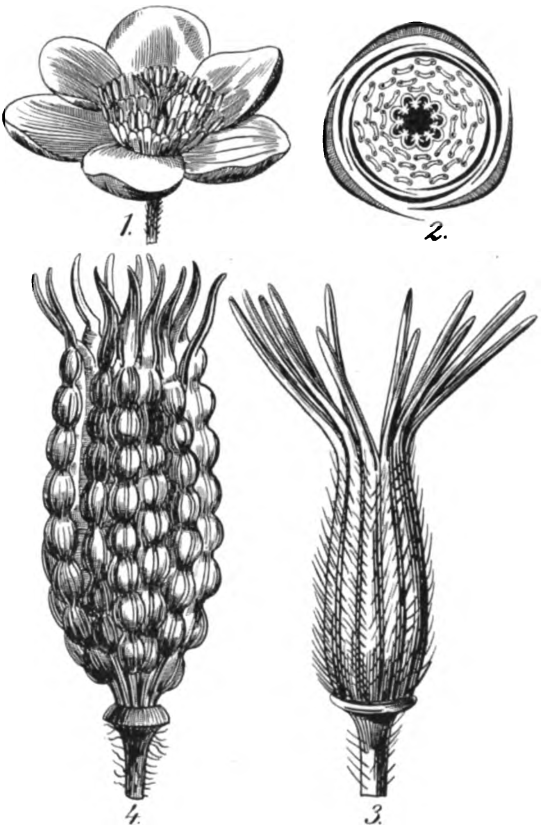


Fig. 628. Platystemon californica, nach Baillon. 1 Blüte. 2 Diagramm derselben. 3 Fruchtknoten. 4 Frucht.

Von *Platystemon* läßt sich

Papaver

durch völlige Verwachsung der Karpelle leicht ableiten, zwar sind sie dimer, aber trimere Blüten kommen als Abweichung noch ziemlich häufig vor, zumal bei *P. orientale, P. bracteatum* etc. Die normale Blütenstruktur ist: 2 opponierte, bald abfallende Sepala und eine aus zwei 2-gliedrigen Kreisen bestehende Korolle, mit meistens ∞-Stamina

und völlig synkarpem Fruchtknoten mit scheibenförmiger Narbenfläche, die aus seitlich verwachsenen Narben gebildet wird, welche kommissural stehen. Die Frucht ist unvollständig gefächert und öffnet sich meistens nahe der Spitze mittels Poren.

Von den *Papavereen* ist *Stylophorum* nahe mit *Chelidonium* verwandt, und *Cathcartia, Meconopsis, Argemone* und *Papaver* sind sehr nahe verwandte Gattungen, man vergleiche darüber: PRAIN, A review of the Genera *Meconopsis* and *Cathcartia* in Ann. of Botany, 1906; *Glaucium* zeigt Polyembryonie durch Entwickelung der Synergiden.



Fig. 629. Papaver, nach BAILLON. 1—4, 8, 9 P. somniferum. 5—7 P. Rhoeas. 1 Habitus, blühender Stengel. 2 Blütendiagramm. 3 Frucht. 4 Selbige halbiert. 5 Blüte. 6 Selbige halbiert. 7 Frucht. 8 Same. 9 Same im Längsschnitt.

Bei *Papaver* kommt in Kulturen bisweilen Sympetalie vor. Während *Papaver* sowie *Platystemon* viele Stamina haben, ist die Zahl derselben bei

der **Hypocoideen-**

Gattung

Hypecoum

auf 4 reduziert, die Blüte rein dimer. Die Blüten sind hermaphrodit, aktinomorph. Sie haben 2 Sepala, ein vorderes und ein hinteres, damit

alternierend 2 Petala und dann 2 episepale, meistens 3-lappige Petala. Das Androeceum besteht aus 4 Staubblättern, von denen 2 den äußeren, 2 den inneren Petalen gegenüberstehen. Der Fruchtknoten ist oberständig und hat 2 Narben gegenüber den äußeren Petalen. Die Frucht wird durch falsche Scheidewände in meist einsamige Stücke zerteilt und zerfällt meistens in dieser Weise, seltener spaltet sie sich der Länge nach mittels zweier Klappen.

Hypecoum ist besonders interessant, weil HEGELMAIER meinte, daß bei *Hypecoum* die sehr kleine Eizelle an den beiden Synergiden

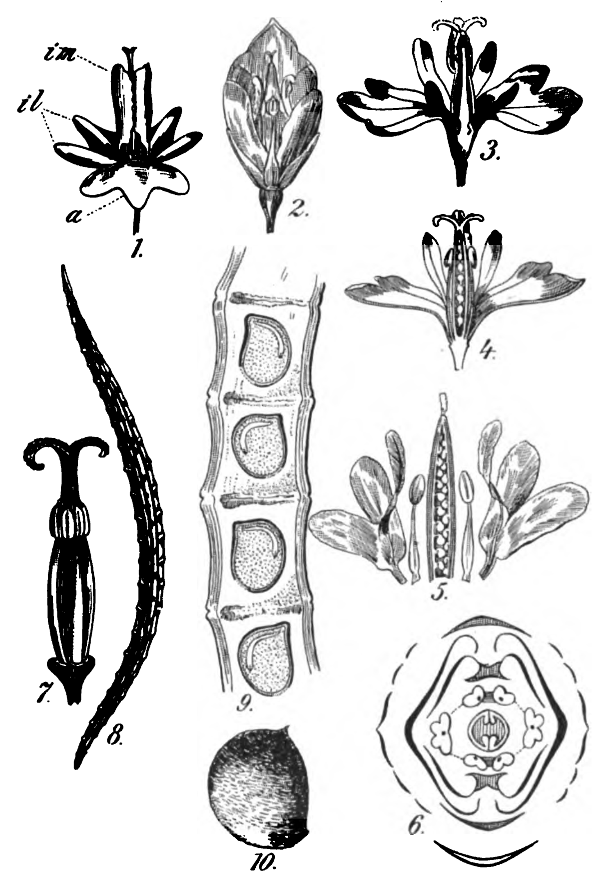


Fig. 630. Hypecoum procumbens, nach PRANTL, KÜNDIG, EICHLER und BAILLON. 1 Blüte. a Aeußeres Kronenblatt, il seitlicher, im mittlerer Abschnitt eines inneren Kronenblattes. 2 Blütenknospe. 3 Blüte weit offen. 4 Selbige halbiert. 5 Die Blütenteile auseinander gelegt. 6 Diagramm der Blüte. 7 Fruchtknoten und Stamina. 8 Frucht. 9 Teil derselben im Längsschnitt. 10 Same.

aufgehängt war und diese letzteren sich zum Suspensor entwickeln. GUIGNARD (Journ. de Bot., 1903, p. 33) wies aber nach, daß der Eiapparat, wie der Embryosack überhaupt, ganz normal ist, daß sogar eine der Synergiden schon beim Eintritt des Pollenschlauches zerstört wird und die andere alsbald nachher zugrunde geht. Der Irrtum von HEGELMAIER wurde dadurch verursacht, daß er den jungen Embryo, dessen Suspensor sehr synergidenartig ist, für den Eiapparat hielt. Die

erste Entwickelung des Embryos ist ganz normal, bald aber wächst die Basalzelle sehr stark heran, und die Suspensorzelle wächst an die Basalzelle hinauf, so daß Basalzelle und Suspensorzelle nebeneinander zu liegen kommen, beide schwellen nun an und werden sehr synergidenartig, so daß, wie untenstehende Figuren zeigen mögen, der Irrtum HEGELMAIERS ganz verständlich ist.

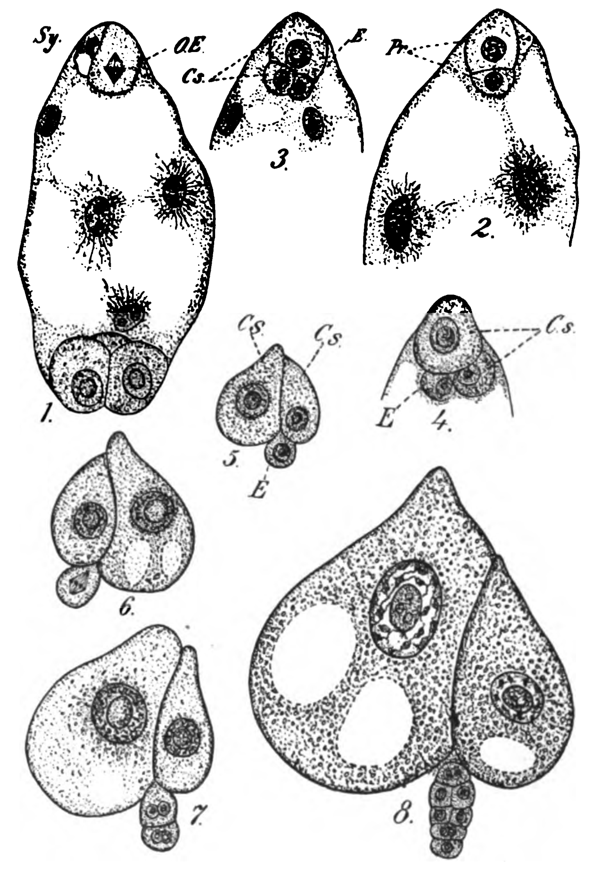


Fig. 631. Hypecoum procumbens, nach GUIGNARD. 1 Embryosack. Sy Synergide. OE Eizelle mit Kern in Teilung, unten die Antipoden, in der Mitte 4 Endospermkerne. 2 Aelteres Stadium. Pr Zweizelliger Proembryo, oben die Basalzelle. 3 Die terminale Zelle, geteilt in Suspensorzelle (links) und eigentliche Embryozelle (rechts). 4 Abrundung der Zellen des Proembryos. 5 Suspensorzelle (rechts) und Basalzelle (links) nebeneinanderliegend. 6—8 Weitere Entwickelung des Embryos, Basalzelle und Suspensorzelle synergidenartig angeschwollen.

Die hierher gehörigen Arten sind einjährige Kräuter mit alternierenden, mehrfach fiederteiligen Grundblättern, ähnlichen kleineren Blättern an den Zweigen und terminalen oder achselständigen gelben, weißen oder purpurnen Blüten.

Vom *Hypecoum* läßt sich nun die

Fumarioideen-

Gattung *Dicentra* leicht herleiten. Die beiden äußeren Petalen sind hier sackartig ausgebaucht, die beiden inneren an ihrer Spitze löffelartig

ausgehöhlt und umschließen mit diesen Löffeln die Narben und die Antheren. Die Stamina sind in sehr eigentümlicher Weise ausgebildet, jedem äußeren Kronenblatt steht ein breites Filament gegenüber, das an der Spitze 3-teilig ist und 3 Antheren trägt. Anscheinend ist es also aus der Verwachsung dreier Stamina entstanden, genaue Betrachtung lehrt aber, daß nur der mittlere Lappen eine ganze Anthere

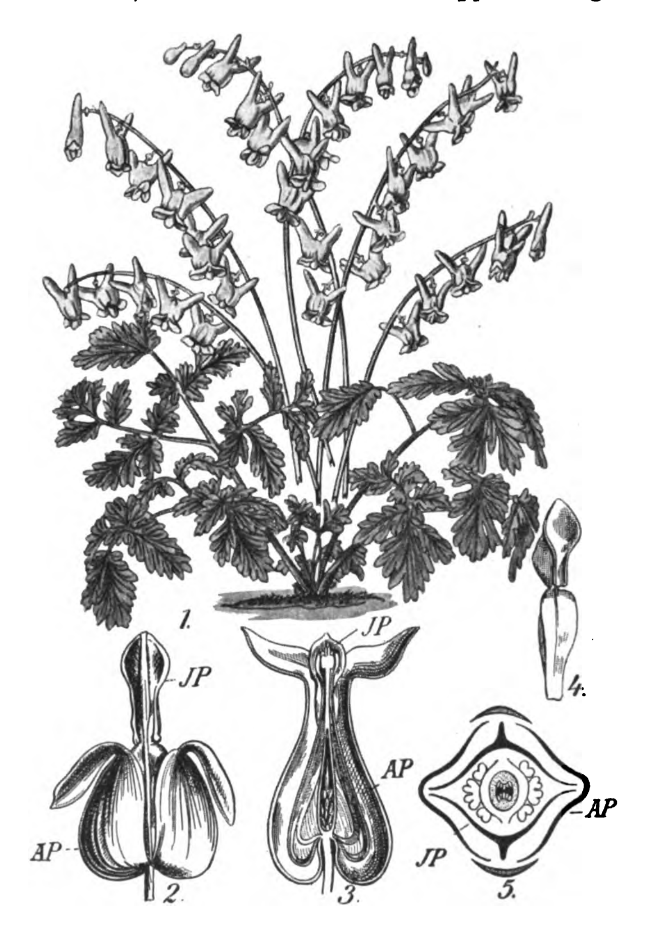


Fig. 632. 1 Dicentra cucullaria, nach Illustration horticole. 2—5 Dicentra spectabilis. 2 Blüte, nach WETTSTEIN. 3 Selbige im Längsschnitt. JP inneres, AP äußeres Petalum. 4 Inneres Petalum. 5 Daigramme alle nach BAILLON. AP äußeres, JP innere Petala.

trägt, die seitlichen Lappen aber je nur eine halbe (Fig. 632, 5). Nach DE CANDOLLES Auffassung sind hier nun die den inneren Kronenblättern von *Hypecoum* gegenüberstehenden Stamina der Länge nach gespalten (dedoubliert), und je eine ihrer Hälften ist mit den den äußeren Kronenblättern gegenüberstehenden verwachsen, dasselbe gilt für *Fumaria*, bei der ja die Stamina genau so wie bei *Dicentra* verwachsen sind, in der Tat ist, wie umstehende Diagramme (Fig. 633) zeigen, der einzige prinzipielle Unterschied zwischen *Dicentra* und *Fumaria* resp. *Corydalis* der,

daß bei *Dicentra* die beiden äußeren Kronenblätter gespornt resp. ausgesackt sind, bei *Fumaria* nur eines.

Dicentra ist demnach transversal, *Fumaria* median symmetrisch.

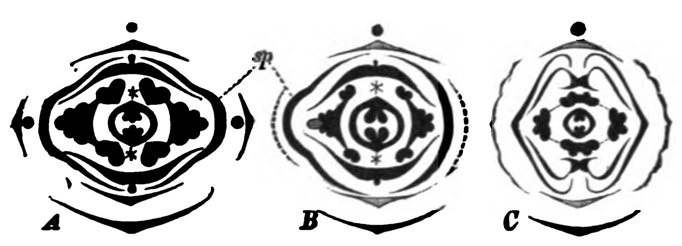


Fig. 633. Nach WARMING. Diagramm von Dicentra (A), Corydalis (B) und Hypecoum (C).

Bisweilen kommen bei *Fumaria* regelmäßige Blüten vor, welche dann denen eines *Hypecoums* ähnlich sehen (Fig. 534, 7—8). Bei *Fumaria* ist das Ovarium bis auf ein Ovulum reduziert. Bei den *Fumarieen* ist *Corydalis* interessant, weil *C. cava* und *C. solida* durch Reduktion monokotyl geworden sind, während *C. nobilis* und *C. lutea* noch normal beide Kotyledonen haben. *Corydalis* ist weiter bemerkenswert, weil die Endospermzellen zunächst mehrkernig sind, später aber durch Kernverschmelzung doch einkernig werden.

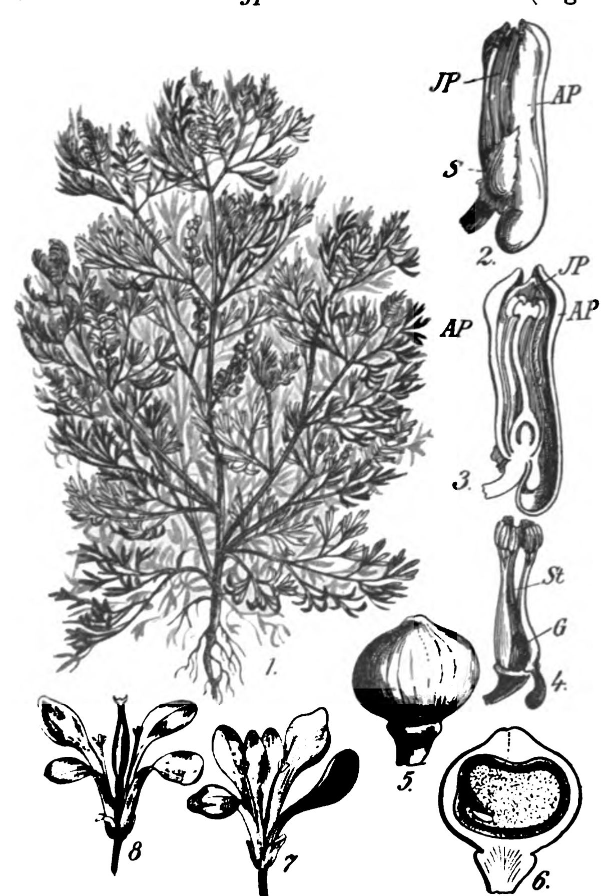


Fig. 634. Fumaria officinalis, nach BAILLON. 1 Habitus. 2 Blüte. S Sepalum, AP äußere, JP innere Petala. 3 Blüte im Längsschnitt. 4 Blüte nach Entfernung des Perianths. G Fruchtknoten, St Griffel. 5 Frucht. 6 Selbige im Längsschnitt. 7, 8 Abnorme, regelmäßige Blüten, wie solche oft mehr oder weniger vergrünt bisweilen bei Fumaria vorkommen.

Von den *Papaveraceen* möchte ich die

Capparidaceae

herleiten. Formen wie *Cleome tetrandra* mit 2 Karpellen, 8 Staubblättern, 4 Petalis und 4 Sepalis lassen sich sehr gut von *Hypecoum* ableiten, von denen sie sich in dem Grundplan nur dadurch unterscheiden, daß bei *Hypecoum* nur 2, hier 4 Sepala vorhanden sind. Die *Capparidaceae* sind aber im Blütenbau recht verschieden, wie untenstehende Diagramme zeigen.

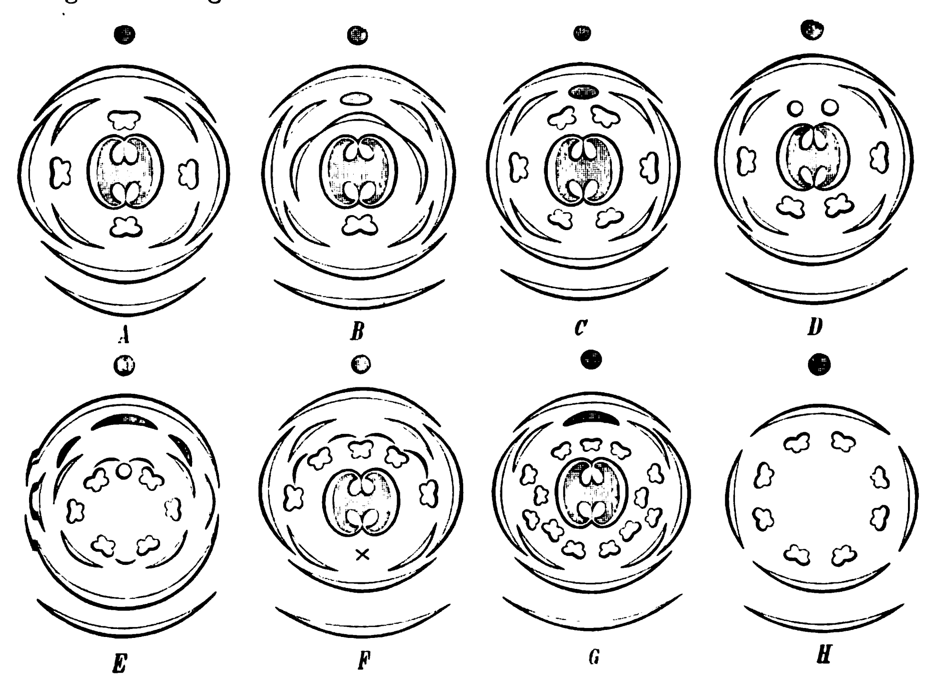


Fig. 635. Diagramme von Capparidaceen, nach EICHLER und PAX. A Cleome tetranda BANKS. B Dactylaena micrantha SCHRAD. C Cleome spinosa L. D Polanisia spec. E Atamisquea emarginata MIERS. F Roeperia cleomoides F. v. MÜLL. G Polanisia graveolens RAF. H Boscia senegalensis LAM. Außer der Fruchtknotenhöhlung sind nur Discusbildungen und die Abstammungsachse schraffiert, bei E und H die Stellung der Fruchtblätter nicht ermittelt. C, E und H nach PAX, die übrigen nach EICHLER.

Die Abweichungen vom *Hypecoum-Cleome*-Bauplan liegen hauptsächlich im Androeceum. Darüber sagt PAX: „Der Grundtypus findet sich nur bei wenigen Arten der Gattung *Cleome* (z. B. *tetranda* BANKS), indem hier 2 äußere transversale und 2 innere mediane Stamina auftreten (Fig. 635 A), auch gilt dasselbe für *Dactylaena* (Fig. 635 B), nur mit dem Unterschiede, daß die 3 hinteren Stamina zu blattartigen Staminodien umgebildet sind. Viel häufiger tritt in den beiden medianen Staubblättern Dédoublement ein, somit kommt der reine *Cruciferen*-Typus zur Ausbildung (Fig. 635 C) (die meisten Arten der Gattungen *Cleome* und *Physostemon*, bei *Pedicellaria, Cleomella, Isomeris, Wislicenia, Steriphoma* und *Cadaba*). Auch die meisten Arten von *Polanisia* lassen den

Cruciferen-Typus ohne weiteres erkennen, mit der Modifikation, daß die beiden hinteren medianen Glieder als Staminodien ausgegliedert werden (Fig. 635 D). An den *Cruciferae*-Typus schließen sich 2 weitere Reihen an, indem nämlich, wie bei diesem, die transversalen Stamina noch einfach bleiben, die medianen aber in verschiedener Weise sich noch weiter spalten. Bei *Atamisquea* (Fig. 635 E) und einzelnen Arten von *Physostemon* spaltet sich das mediane hintere Staubblatt in 3 oder mehr Glieder, das vordere nur in 2, wobei allerdings bei *Atamisquea* das mittelste der 3 hinteren Stamina dann staminodial ausgebildet wird. Derselbe Typus kehrt bei *Roeperia* (Fig. 635 F) wieder, mit der Modifikation, daß das median-vordere Glied völlig unterdrückt wird. Andererseits verändert sich der *Cruciferen*-Typus dadurch, daß durch Spaltung median vorn mehr Glieder hervorgehen, als auf der Rückseite. So bei einzelnen Arten von *Polanisia* und vielleicht auch bei *Cristella*. Bei manchen Arten von *Polanisia* wird die Zahl der Stamina ferner noch dadurch vermehrt,



Fig. 636. 1, 2 Emblingia calceoliflora F. v. M., nach v. MÜLLER. 1 Blüte von der Seite gesehen. 2 Krone von innen gesehen. 3 Blüte von Cristatella erosa NUTT., nach LE MAÔUT et DECAISNE. 4 Blühender Zweig von Maerna angolensis DC., nach PAX. 5 Blüte von Pteropetalum Klingii PAX, nach PAX. 6—8 Roydsia, nach ROXBURGH, Plants of the Coast of Coromandel, III, tab. 28 q. 6 Blüte. 7, 8 Fruchtknoten im Quer- und Längsschnitt.

daß auch die 2 seitlichen Stamina Dédoublement erfahren (Fig. 635 G). Die bisher besprochenen Diagramme zeigten, daß die beiden oberen (medianen) Stamina allein (Fig. 635 C, F) oder doch wenigstens in weit höherem Grade (Fig. 635 G) Spaltung aufweisen als die unteren (transversalen) Stamina, dagegen finden sich 2 weitere Typen: 1) *Boscia* (Fig. 635 H), bei dem alle 4 Stamina in gleicher Weise durch Spaltung auf je 2 vermehrt werden, und 2) *Stübelia*, bei welcher Gattung die transversalen Stamina in je 5, die medianen in je 3 Glieder gespalten werden". . . . „Für die(jenigen) *Capparideoideen*, welche zahlreiche Stamina besitzen, ist anzunehmen, daß die 4 Stamina des Grundplans sich in viele Glieder gespalten haben und zwar nicht nur kollateral, wie in den bisher erwähnten Fällen, sondern auch serial; bei *Capparis*

nach den Angaben von PAYER durch zentrifugales Dêdoublement von 4 Primordien.

Letzteres ist wohl der beste Beweis dafür, daß die tetrandrischen *Cleomen* mit Recht als Urtypus (in bezug auf das Androeceum) der *Capparideen* betrachtet werden.

So wie es bei den *Papaveraceen* Formen mit 2 und mit mehreren Karpellen gibt, so ist dies auch bei den *Capparideen* der Fall, die *Cleomoideen* haben aber immer nur 2.

Die Kelchblätter können frei oder verwachsen sein, die Petala sind immer frei, mit Ausnahme von *Emblingia*, welche nur 2 Petala hat, die zu einem pantoffelartigen Gebilde vereint sind. Mit Ausnahme von *Cristatella*, die zerschlitzte Petala hat, sind diese überall ganzrandig.

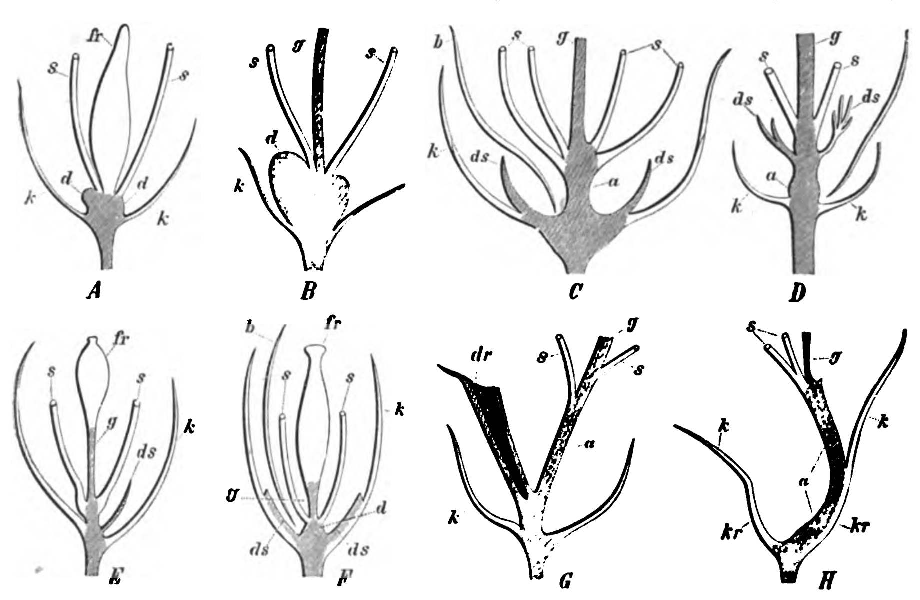


Fig. 637. Capparidaceae, nach PAX. Halbschematische Längsschnitte durch Blüten von Capparidaceen. A Polanisia graveolens RAF. B Cleome siculifera EICHL. C Capparis lineata JUSS. D Cleome integrifolia TORR. et GRAY. E Atamisquea emarginata MIERS. F Steriphoma paradoxum (JACQ.) END. G Cadaba capparoides DC. H Chiliocalyx tenuifolius KLOTZSCH. Ueberall bedeutet k Kelch, b Petala, s Stamina, fr Fruchtknoten, d Diskus, dr Diskusröhre, ds Diskusschuppe, a Androphor, g Gynophor; dasselbe ist meist unterhalb des Fruchtknotens abgeschnitten, daher dieser entfernt.

Boscia, Buchholtzia, Courbonia, Thylachium, Maerna und einzelne Arten von *Caduba* haben gar keine Petala, bei letzterer sind oft nur die hinteren entwickelt oder es sind, z. B. bei *Pteropetalum*, die beiden oberen stark vergrößert, und bei den *Roydsioideen* tritt gar keine Differenzierung in Kelch und Krone ein.

Was aber der Blüte der *Capparideen* ihre oft sonderbare Gestalt gibt, das sind die eigentümlichen Achsenstreckungen und Diskusbildungen, welche auftreten, wie vorstehende Diagramme zeigen mögen.

Wie man sieht, fehlt bei den hier gezeichneten Blüten nur bei *Polanisia* beides, Androphor und Gynophor. Das Gynophor kann sehr lang werden, z. B. 10—15 cm bei *Cladostemon*, ja sogar 30 cm bei *Capparis*-

siculifera. Die Blüten sind meistens hermaphrodit; monöcisch ist *Forchhammeria,* diöcisch nur *Apophyllum.* Die Frucht ist schotenartig (*Cleomoideae*), nüßchenartig (*Dipterygium*), beerenartig (*Capparidoideae*) oder steinfruchtartig (*Roydsioideae*). Die *Capparidaceae* sind tropisch oder subtropisch, im allgemeinen bevorzugen sie trockene Gebiete. Mit Ausnahme der *Emblingioideae* (mit nur einer Art), welche auf Westaustralien



Fig. 638. 1—5 Cleomoideae. 1—3 Cleome spinosa, nach BAILLON. 1 Habitus. 2 Blüte. 3 Frucht. 3A Cleome (Gynandropsis) pentaphylla. Blüte nach BAILLON. 4—5 Cleome gigantea, nach BAILLON. 4 Same. 5 Selbiger halbiert. 6—8 Dipterygioideae. Dipterygium glaucum DCSNE., nach PAX. 6 Blühender Zweig. 7 Blüte. 8 Fruchtknoten. 9—10 Capparidoideae, nach BAILLON. 9 Blühender Zweig von Capparis spinosa, nach BAILLON. 10 Blüte derselben halbiert.

beschränkt sind, und der *Dipterygioideae,* die dem afrikanisch-arabischen Wüstengebiet eigen sind, kommen die 3 anderen Gruppen in der alten und neuen Welt vor. Das gattungsreiche Zentrum der *Cleomoideae* liegt im pazifischen Nordamerika, ein zweites artenreiches aber gattungsarmes liegt im südlichen Afrika. Die „Kappern“ des Handels sind die Blütenknospen der mediterranen *C. spinosa.* Die *Capparideae* kann man ein-

teilen in *Cleomoideae*, *Dipterygioideae*, *Capparidoideae*, *Roydsioideae*, *Emblingioideae* und *Tovarioideae* (letztere vielfach als eigene Familie betrachtet).

Neben- und untenstehende Abbildungen eines Repräsentanten einer jeden Gruppe mögen davon eine Vorstellung geben.

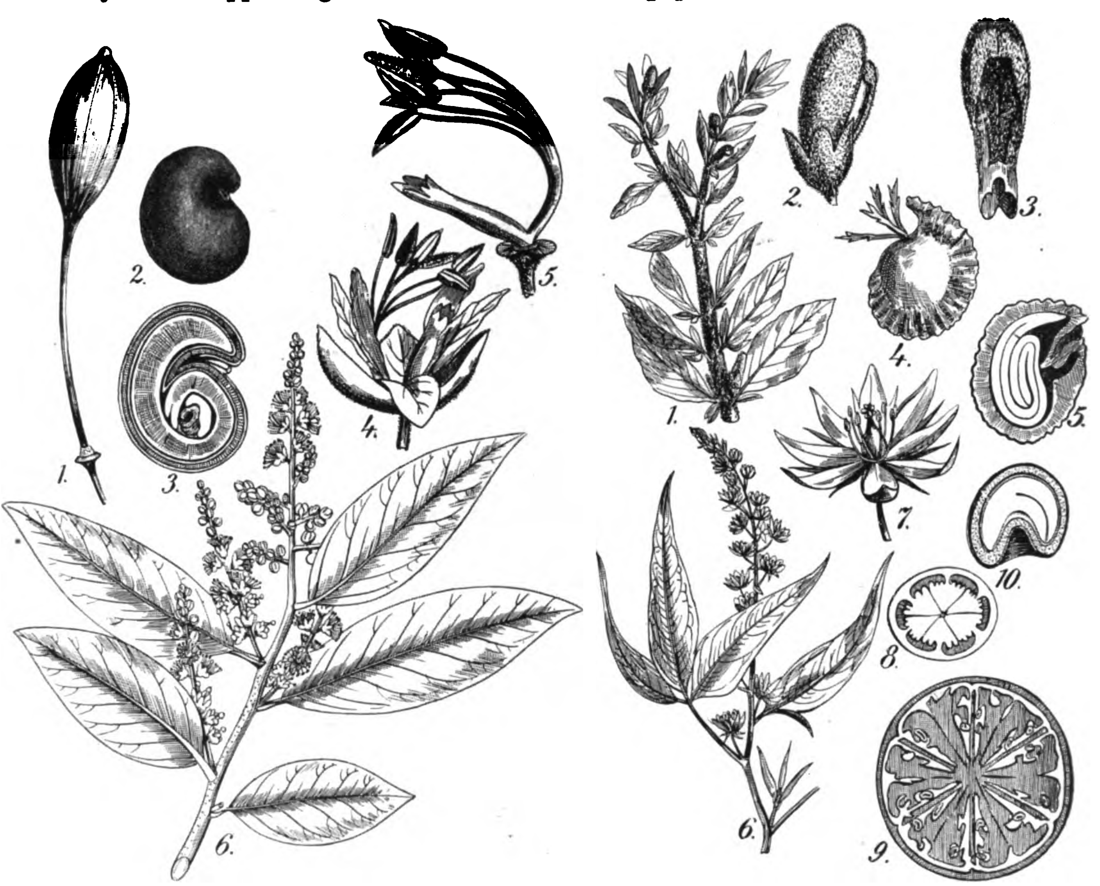


Fig. 639, 1—6. Fig. 640, 1—10.

Fig. 639. 1—5 Capparidoideae. 1—3 Capparis spinosa, nach BAILLON. 1 Frucht. 2 Same. 3 Selbiger halbiert. 4—5 Cadaba farinosa FORSH., nach PAX. 4 Blüte. 5 Selbige nach Entfernung des Perianths, links die Diskusröhre. 6 Roydsioideae. Roydsia, nach ROXBURGH, Plants of the Coast of the Coromandel, III, tab. 289.

Fig. 640. 1—5 Emblingoideae. 1—5 Emblingia calceoliflora F. v. M., nach V. MÜLLER. 1 Habitus. 2 Blüte von der Seite gesehen. 3 Krone von innen gesehen. 4 Same, den gelappten Funiculus zeigend. 5 Selbiger halbiert. 6—10 Tovarioideae. Tovaria pendula RUIZ et PAV., nach HOOKER und PAX. 6 Habitus. 7 Blüte. 8 Querschnitt durch den Fruchtknoten. 9 Idem durch eine reife Frucht. 10 Same halbiert.

Die

Cruciferae

können wir, wie wir sahen, an *Capparidaceen* vom Typus von *Polanisia* (Fig. 635 G) anschließen. Sie haben sämtlich zwitterige, fast ausnahmslos aktinomorphe, hypogyne, nur selten perigyne Blüten. 4 Sepala, 4 Petala,

6 Stamina, und zwar 2 seitliche mit kürzeren Filamenten und 4 durch Dédoublement aus 2 medianen entstandenen mit längeren Filamenten und einem aus Verwachsung zweier Karpelle entstandenen Fruchtknoten. Der Ursprung der 4 längeren Stamina aus 2 Primordien kann nach EICHLER zuweilen noch entwickelungsgeschichtlich nachgewiesen werden.

Reduktion der Zahl der Stamina kommt vor, so z. B. fehlen bei *Cardamine hirsuta* meist die seitlichen Stamina, bei Arten von *Lepidium* und *Senebiera* kann überdies noch die Verdoppelung der medianen Stamina unterbleiben, so daß nur 2 Stamina übrig bleiben, und andererseits gibt es noch ein Beispiel einer Zunahme der Stamina, die bei den *Capparideen* so häufig ist, es hat nämlich *Megacarpaea* 7—16 Stamina.



Fig. 641. **Cruciferen**, Blütenabweichungen. 1—4 Typus einer gewöhnlichen Crucifere; Cheiranthus Cheiri, nach BAILLON. 1 Blüte. 2 Selbige halbiert. 3 Blüte nach Entfernung des Perianths, die 4 langen und die 2 kurzen Stamina zeigend. 4 Schote. 5 Blüte von Cardamine hirsuta, nach Entfernung des Perianths; hat nur 4 Stamina. 6 Blütenzweig dieser Art. 7 Blüte von Senebiera coronopus mit nur zwei fertilen Stamina. 8—10 Megacarpaea polyandra, nach HOOKER. 8 Blüte. 9 Selbige nach Entfernung des Perianths (10 Stamina). 10 Schötchen. 11 und 12 Lepidium spec., apetal und nur 2 Stamina. 13—15 Tetrapoma barbareifolia, nach BAILLON. 13 Blüte. 14 Selbige nach Entfernung des Perianths. 15 Querschnitt des Fruchtknotens mit 4 Placenten.

Weitere Abweichungen sind:

1) Abort der Kronblätter: *Nasturtium*, Sektion *Clandestina*, Arten von *Lepidium*, *Cochlearia*.

2) Zu den seitlichen noch ein zweiter medianer Quirl von Fruchtblättern: *Tetrapoma*, *Holargidium*.

Honigdrüsen, welche als Diskusbildungen aufzufassen sind, finden sich am Grunde der Stamina und fehlen wohl bei keiner *Crucifere*. Die Familie ist im ganzen sehr einheitlich, als Typus mag hier *Cheiranthus Cheiri* abgebildet werden.

So leicht es nun durch diese Einheitlichkeit ist, eine Pflanze als *Crucifere* zu erkennen, so schwer ist die innere Systematik. Mit Recht

sagt WETTSTEIN: „In den älteren Systemen werden insbesondere auf Gestalt und Oeffnungsweise der Frucht (Schote, Schötchen etc.), auf die Gestalt des Embryo[1]) Rücksicht genommen, in neuerer Zeit fanden überdies die Narbenbildung und Behaarung (PRANTL), die Form und Verteilung der Honigdrüsen in der Blüte (CELAKOVSKY, VELENOVSKY, BAYER), das Vorkommen der Myrosinzellen (SCHWEIDLER) Beachtung. Jede einseitige Verwendung dieser Merkmale führt zu unnatürlichen Anordnungen“, und SOLMS schließt (Bot. Ztg., 1906, p. 40) eine Reihe recht eingehender *Cruciferen*-Untersuchungen mit folgendem beachtenswerten Satz:

„Es ist mir bei dieser Arbeit, je länger sie mich beschäftigte, um so mehr klar zum Bewußtsein gekommen, wie gering noch unsere Kenntnisse auf dem Gebiet der *Cruciferen*-Systematik sind; welch' subjektiven

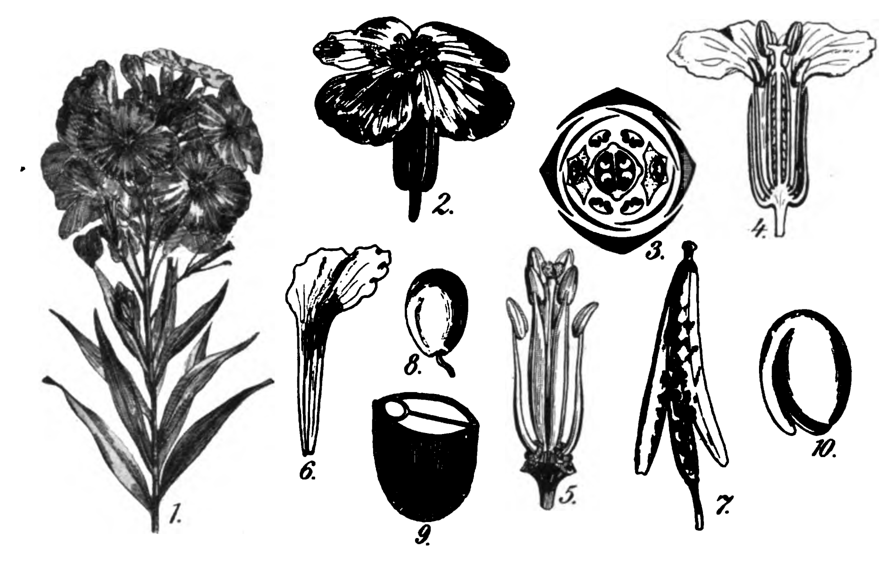


Fig. 642. Cheiranthus Cheiri, nach BAILLON. 1 Infloreszenz. 2 Blüte. 3 Diagramm. 4 Blüte im Längsschnitt. 5 Blüte nach Entfernung des Perianths. 6 Petalum. 7 Frucht. 8 Same. 9 Same querdurchschnitten. 10 Embryo.

Charakter alle die neueren Versuche, eine minder künstliche, der Phylogenie der Familie mehr entsprechende Anordnung der Genera und Species zu gewinnen, zur Schau tragen. Wenn man weiter kommen will, so ist die allerdetaillierteste Untersuchung der einzelnen Species die absolut notwendige Voraussetzung.

Und so lange diese in dem Maße, wie es jetzt der Fall, nicht vorliegt, wird jeder Versuch einer naturgemäßen Gliederung der Gruppe hoffnungslos bleiben.“

Ein Schritt in der guten Richtung ist ganz neuerdings von GÜNTHART in seinen „Prinzipien der physikalisch-kausalen Blütenbiologie in

1) Notorrhizae, Keimblätter flach, Radicula dem Rücken eines Kotyledons anliegend; Pleurorhizae, Keimblätter flach, Radicula dem Rande der Kotyledonen anliegend; Orthoploceae, Keimblatt kahnförmig längsgefaltet, die Radicula liegt in der dadurch entstehenden rinnenförmigen Aushöhlung; Spirolobae, die Keimblätter sind so eingekrümmt, daß ein Querschnitt durch den Samen sie zwei- bis mehrmals trifft.

ihrer Anwendung auf Bau und Entstehung des Blütenapparates der *Cruciferen*", Jena, Fischer, 1910, getan worden.

Er weist darauf hin, daß eine vollständige Beschreibung einer Blüte von ihrer Anlage bis zu ihrem Verblühen erst dann zum Abschluß käme, wenn wir alle Merkmale der Blüte auf die sämtlichen sie bewirkenden physikalischen Kräfte zurückgeführt hätten. Eine solche Zerlegung komplexer Erscheinungen nennt der übliche Sprachgebrauch „Erklärung", und so könnte man in obigem Falle von einer physikalischen Erklärung der Blüte reden; Verf. zieht es aber vor, von physikalischer Beschreibung zu sprechen.

Ihr gegenüber steht, was Verf. die „ökologische Beschreibung" nennt, welche nicht das Werden jener Merkmale, sondern ihren „Zweck", in der Anthese z. B. für die Bestäubung, beschreibt. Bei der

ökologischen Beschreibung des Blütenapparates der *Cruciferen*

kommen zumal zwei Merkmale in Betracht, welche durch ihre Zweckmäßigkeit auffallen, „die beiden Blüteneingänge und die Leisten an den Staubfäden, welche letzteren teils die Bildung von ‚Führungskanälen', teils die ‚Fächerung' des Blütengrundes bewirken". Diese bespricht Verf. zunächst an *Farsetia incana* und sagt:

„Die untenstehende Abbildung zeigt diese Blüte von oben. Der Fruchtknoten und die ihm direkt anliegenden längeren (inneren)

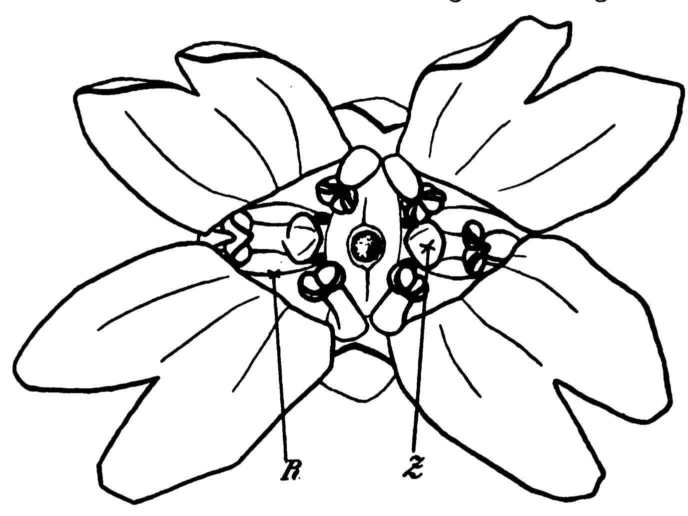


Fig. 643. Blüte von Farsetia incana R. Br., von oben gesehen, nach GÜNTHART. R Petalenrand. Z Zahn des Filamentes des kürzeren Stamens. Die Honigdrüsen sind schwarz gezeichnet.

Staubblätter bilden eine die ganze Blüte durchziehende Längsscheidewand, welche die rhombische Kronöffnung in die beiden erwähnten Blüteneingänge zerlegt. Diese müssen vom Insekt, das zum Honig vor dringen will, notwendigerweise passiert werden. Jeder der beiden Eingänge wird aber von den stäubenden Innenseiten dreier Antheren flankiert. Die inneren Staubgefäße drehen sich nämlich in dem aus der Abbildung ersichtlichen Sinne gegen die benachbarten äußeren (kürzeren seitlichen)

hin. In der Tiefe der Blüte wird jeder der beiden Eingänge durch das betreffende, auswärts spreizende kürzere Staubblatt, dessen Filament hier überdies einen nach innen vorspringenden, dem Fruchtknoten anliegenden Zahn (Z) trägt, nochmals in zwei Teile geschieden, an deren Grunde gerade eine der vier Honigdrüsen liegt. Die so erzielte Fächerung des unteren Teiles der Blüte bewirkt, daß das besuchende Insekt seinen Körper während des Saugens mehrmals auf- und abwärts bewegen muß. Dabei kommt alsdann sein Körper mit Beuteln und Narbe wiederholt in sehr gründliche Berührung. Blickt man von oben in die Blüte hinein, so sieht man in der Tiefe jedes Blüteneinganges

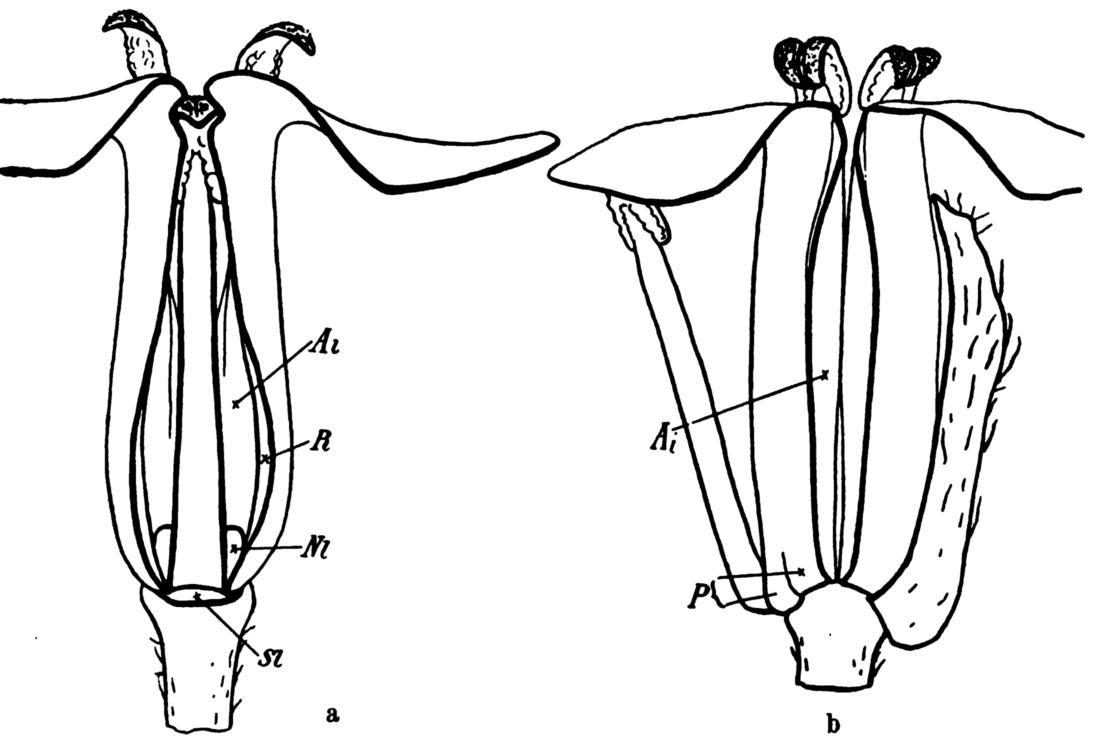


Fig. 644. Blüte von Raphanus sativus L., nach GÜNTHART. a Von vorne oder hinten gesehen, b von der Seite. Einzelne Blütenteile sind entfernt. Ai innere Stamina, P Petala, R Petalenrand, Nl laterale Nektardrüse, Sl laterales Sepalum.

die der Transversalachse zugewendeten Ränder (R) der Petalen. Sie sind hier in weiten Bogen ausgeschweift, so daß zwischen ihnen Lücken entstehen, während sie in der Mediane ziemlich dicht aneinandergrenzen. Jene in der Transversale gelegenen Lücken zwischen den Petalennägeln kommen bei den meisten *Cruciferen* vor. Sie können auch deutlich gesehen werden, wenn man die Blüte, nachdem der Kelch entfernt wurde, von der Seite betrachtet (vergl. Fig. 644 von *Raphanus sativus* L.). Bekanntlich liegen zu beiden Seiten der *Cruciferen*-Blüte, den äußeren Staubblättern opponiert, die Kelchsäcke („Honigsäcke"), in welche oft ein Teil des Nektars ergossen wird. Durch jene Lücken zwischen den Nägeln der Kronblätter kann nun der Insektenrüssel direkt in diese Säcke geführt werden."

Siehe da die ökologische Beschreibung der beiden Blüteneingänge einer *Crucifere*, welche Verf. zuerst im Frühjahr 1900 bei *Cardamine pratensis* L. und im folgenden Jahre an verschiedenen anderen *Cruciferen* beobachtete und in seinen Beiträgen zur Blütenbiologie der *Cruciferen*, *Crassulaceen* und der Gattung *Saxifraga* (Bibliotheca botanica. Bd. 58, Stuttgart 1902) beschrieb.

Endziel der ökologischen Beschreibung ist natürlich der exakte Nachweis des Zweckes der sämtlichen Merkmale. „Je mehr wir uns diesem Ziele nähern“, sagt Verf., „um so deutlicher erkennen wir, daß wir es nie erreichen werden, denn immer klarer zeigen sich uns auch diejenigen Merkmale, die sich auf Grund des gesetzten Zweckes nicht verstehen lassen, die zwecklos oder sogar zweckwidrig sind. Die ökologische Beschreibung macht nun Halt, überläßt diese Merkmale als ‚Organisationsmerkmale‘ der Systematik, die gerade mit Hilfe derselben die natürliche Verwandtschaft der Formen zu bestimmen unternimmt.“

Verf. gibt nun in seinem Buche eine große Anzahl von physikalischen Beschreibungen verschiedener *Cruciferen*-Blüten, welche als Muster für künftige systematische Arbeiten gelten dürfen. Wir müssen eben für phylogenetische Zwecke über viel mehr Tatsachen verfügen können als wir jetzt besitzen, und auch dann wird die Phylogenetik in der Vergangenheit mehr oder weniger „Poesie“, d. h. persönliche Anschauung des betreffenden Darstellers bleiben; das habe ich zur Genüge betont. So ist die Phylogenetik der Vergangenheit keine echte Wissenschaft, sondern immer hypothetisch, das braucht aber die Entwickelung der Lebewelt von heute ab, die Phylogenetik der Zukunft also, nicht zu sein, und zu deren Aufbau sind sorgfältige Beschreibungen und Beobachtungen, wie die von GÜNTHART, eine allererste Bedingung.

„Auch die physikalische Beschreibung (aber)“ sagt er, „gelangt zuletzt zu Merkmalen, die ihr als nicht weiter zurückführbare Anlagen erscheinen. Viele von diesen werden sich freilich der fortgeschritteneren Forschung einst als physikalisch noch weiter zerlegbar erweisen, aber ererbte Potenzen, die keiner physikalischen Beschreibung mehr zugänglich sind, müssen existieren, sonst würden niemals aus zwei unter gleichen Lebensbedingungen keimenden Samen verschiedener Arten ungleiche Pflanzen hervorgehen. Unsere Aufgabe ist nun, die nach dem derzeitigen Umfang unseres Wissens als nicht mehr weiter zurückführbar erscheinenden Merkmale zu isolieren. Wir nähern uns der Lösung dieser Aufgabe, wenn wir untersuchen, von welchem Blütenteile die formbildenden Kräfte eigentlich ausgehen, und welche Partien von jenen aktiven Organen direkt oder indirekt beeinflußt werden.“

„Dasjenige a k t i v e Merkmal, das die ganze Blütengestalt am tiefgreifendsten beeinflußt, ist das charakteristische Diagramm der *Cruciferen*, das Fehlen von medianen Blättern im äußeren Staminalkreis. Dieses bewirkt zunächst, daß der ganze Blütengrund transversal gestreckt wird.“ Das wirkt weiter auf die Achsen der Petalenwurzel, auf die Entstehung der beiden seitlichen Blüteneingänge und der damit zusammenhängenden Merkmale, wie Form der Filamentleisten, Staubblattdrehungen, wie das alles ausführlich durch Verf. beschrieben wird.

Die Blüte besteht morphologisch aus am Sproßende gehobenen Blättern. „Bei den *Cruciferen* ist nun diese Hebung vorn und hinten bedeutend stärker als auf beiden Seiten der Blüte, offenbar wegen des Fehlens von äußeren Staubblättern in der Mediane: die Wurzeln der

vorderen und hinteren Kelchblätter steigen am Blütenbodenkegel empor, oft sogar weit über die Insertionen der seitlichen Stamina hinaus."

„Diese Medianhebung wirkt sehr nachhaltig auf die Plastik der ganzen Blüte ein. Zunächst heben vorderes und hinteres Kelchblatt die ebenfalls nahe der Medianachse entspringenden Petalen mit in die Höhe, wodurch namentlich die Gestalt des Nektariums sehr beeinflußt wird. Da ferner die genannten Sepala den äußersten Blütenkreis darstellen und also die seitlichen am Grunde decken, so schieben sie die ihnen angrenzenden Enden der Wurzeln derselben vor sich her in die Höhe. So entstehen die echten Kelchsäcke (Fig. 646 a). Die unechten Säcke (Fig. 646 b) bilden sich wahrscheinlich immer dann, wenn die Wurzeln der seitlichen Sepala zur Zeit ihrer Hebung durch die benachbarten medianen Kelche noch in die Länge wachsen. Echte Säcke kommen häufig allein, unechte dagegen nur zusammen mit echten und besonders häufig und stark ausgebildet in langröhrigen Blüten vor."

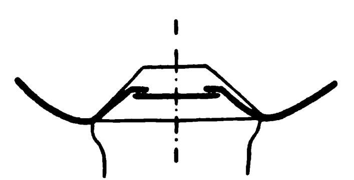


Fig. 645. Schema der Kelchwurzel der Cruciferen, nach GÜNTHART.

Ein weiteres aktives Merkmal der *Cruciferen*-Blüte ist die Querschnittsentwickelung des Fruchtknotens, sie beeinflußt nicht nur die Lagerung der Wurzeln der Kron- und Staubblätter, die Entstehung der Filamentleisten usw., sondern auch in hohem Grade die Ausbildung des Nektariums. Stark transversale Entwickelung des Fruchtknotens unterdrückt die seitliche, dorsiventrale Verbreiterung, die mediane Drüsenanlage, im allgemeinen hebt sich, wie BAYER betonte, der Blütenboden

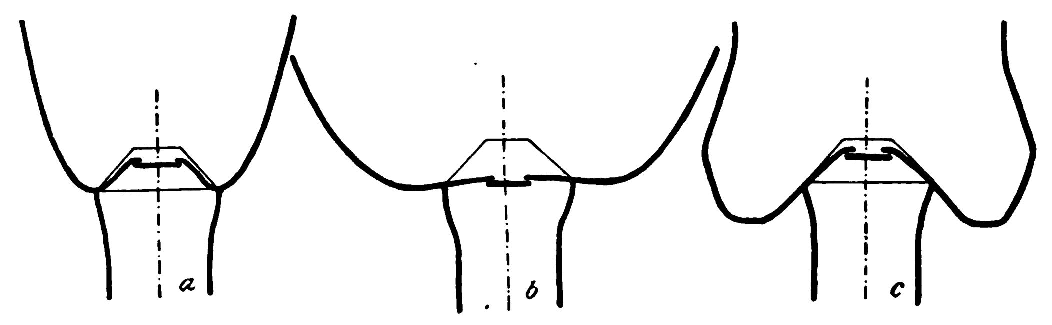


Fig. 646. Die Kelchsäcke der Cruciferen (schematisch), nach GÜNTHART. a Echte, b unechte Kelchsäcke, c echte und unechte zugleich.

überall da drüsig empor, wo genügend freier Raum vorhanden ist. Die Nektarien spielen also in der Entwickelung der *Cruciferen*-Blüte eine passive Rolle, sie werden sogar von so zarten Organen, wie Petala und Stamina stark beeinflußt.

Zusammenfassend können wir also sagen: „Im Grund der Blüte sind, von erwähnten Ausnahmen abgesehen, entschieden passiv das Nektarium, nächstdem die Krone und das Androeceum; aktiv sind Kelch und Stempel (Fruchtknoten). Der vom Kelch ausgehende Knospendruck wird von dem festen Stempel, je nach dessen besonderer horizontaler und vertikaler Gliederung, nach verschiedenen Richtungen abgelenkt und bewirkt so die Plastik der sämtlichen Blütenteile."

„In den höheren Regionen der Blüte wirkt namentlich der Stempel formbildend und zwar durch den verschiedenen Grad seiner Längenentwickelung. Blüten mit stark gestrecktem Gynoeceum besitzen langnagelige Petalen und meist geschlossene Kelche, also enge Kronröhren. . . . Das Längenverhältnis zwischen Stempel und inneren Staubblättern bedingt den Grad der primären Drehung der letzteren: nur wenn diese bei Beginn der Anthere die Narbe überragen, findet stark Abdrehung statt. Die Primärdrehungen (d. h. die, welche schon in der Knospe erfolgen) sind demgemäß bei den *Siluculosae* stärker als in den länger gebauten Blüten der *Siliquosae*. Die sekundären Drehungen (nach der Anthese) dagegen kommen gerade in schlankröhrigen Blüten mit gestrecktem Stempel besonders häufig vor."

Bis jetzt ist es nicht gelungen, die beiden eigentlichen aktiven Merkmale, Kelchdruck und Bau des Stempels, auf eine einzige in letzter Linie wirksame Ursache zurückzuführen. Die aktiven Merkmale der *Cruciferen*-Blüte sind demnach Stempelform, Kelchausbildung und Medianhebung, und wenn es gelänge, diese „bis auf eine sie alle bewirkende Ursache zurückzuführen, so gäbe ein System, beruhend auf dem verschiedenen Wirkungsgrad dieses letzthin Aktiven ein getreues Bild der Entwickelungsrichtungen innerhalb unserer Familie, wenigstens so weit als der Bau des Blütenapparats in Betracht fiele."

So weit sind wir nicht und werden wohl nie so weit kommen, denn mit Recht sagt GÜNTHART, daß „alle die zahllosen Formen heute zugleich vor uns liegen und es in den meisten Fällen unmöglich ist, zu entscheiden, welche von zwei gegebenen die ältere ist."

In der Zukunft aber braucht dies nicht der Fall zu sein, Kultur, Experiment und genaue Beschreibung können uns da lehren, was noch geschehen wird. Außer auf Kulturversuchen etc. sollte auch, darin hat GÜNTHART zweifellos Recht, „die Arbeitskraft wieder mehr dazu verwendet werden, durch stets feinere physikalische Beschreibung die bisherigen Einteilungsprinzipien aufeinander zurückzuführen. Nur wenn diese Kleinarbeit mit Zähigkeit besorgt wird, nähern wir uns dem natürlichen System."

„Dieses würde gefunden sein, wenn wir einmal so weit kämen, durch weitere physikalische Zurückführung die aktiven Merkmale, Stempelform, Kelchausbildung und Medianhebung, mit denjenigen Kräften zu vereinigen, welche die zeitlichen Vorgänge in der Blüte (die Dichogamie, das Verhältnis zwischen Autogamie und Kreuzung), die Gestalt der Früchte und Samen, die innere Struktur der Vegetationsorgane beherrschen."

Für die Vergangenheit ist das, wie gesagt, unmöglich, für die Zukunft liegt kein Grund für ein „non possumus" vor.

Bevor wir uns von den *Cruciferen* verabschieden, muß noch ihrer möglicherweise großen allgemeinen Bedeutung wegen eine Arbeit von ROSEN über Bastarde zwischen elementaren Species der *Erophila* (*Draba*) in den Berichten der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 1910, p. 243 besprochen werden. Bekanntlich gibt es in der Gattung *Erophila* eine große Anzahl von ROSEN und JORDAN beschriebener Kleinspecies, und es war selbstverständlich von großer Wichtigkeit zu erfahren, inwieweit eventuell Bastardierung an der Bildung so vieler Formen beteiligt sein konnte. Leider gelang es bis jetzt der Kleinheit der Blüten dieser Pflanzen wegen nicht, Bestäubung kastrierter Blüten herbeizuführen. Obendrein öffnen sich die Pollensäcke meist vor der Krone, und selten

ist, sagt Rosen, ein Narbenköpfchen, wenn es eben sichtbar wird, nicht schon mit dem Pollen der benachbarten Staubblätter belegt. So mußte Rosen „sich darauf beschränken, solche Narben zur Kreuzung auszuwählen, welche sich bei sorgfältiger Prüfung mit der Lupe als leidlich rein erwiesen; es konnte auch nicht verhindert werden, daß nachträglich noch autogame Bestäubung eintrat. Bei diesem Verfahren erhielt ich (Rosen) in manchen Fällen gar keine Bastarde, in anderen eine geringe Anzahl; nur ein einziges Mal erwiesen sich die gewonnenen Pflanzen ihrer großen Mehrzahl nach als Bastarde".

Von drei Kreuzungsversuchen aus dem Jahre 1908 erhielt Rosen 1909 unter 100 unveränderten Pflanzen, nur 7 Bastarde, die alle der gleichen Kleinart angehören. Die Mutter war eine Form, welche er ihrer auffallend löffelartigen Primärblätter wegen *Erophila cochleata* nennt.

Den Vater dieses Bastardes nennt Rosen wegen der lang ausstrahlenden schmalen Rosettenblätter *Erophila radians*. „Die meisten Differenzen zwischen *Erophila cochleata* und *radians* sind graduelle, so die Stärke der Behaarung, die Längen- und Breitenverhältnisse der Blätter, die Ausbildung der Blattzähne, die Dimensionen der Petala und der Früchte. In allen diesen Merkmalen steht der Bastard zwischen den Eltern, in jedem einzelnen bald dem Vater, bald der Mutter mehr genähert oder intermediär."

Die Fruchtbarkeit dieses Bastardes ist nur gering, aber es gelang doch, genügend Samen zur Fortsetzung der Versuche zu erhalten, welche bei völligem Ausschluß des Insektenbesuches autogam entstanden waren. So erhielt Rosen im Jahre 1910 125 Pflanzen.

Anfänglich schien es, als trüge ein Teil der Pflänzchen den Typus der Mutter, ein Teil den des Vaters und wieder ein anderer einen mittleren Typus, aber bei fortschreitender Entwickelung zeigte sich, daß unter den 125 Bastarden zweiter Generation nicht zwei einander gleich waren, und die Verschiedenheiten waren sehr bedeutend. So war es dann gelungen, durch Kreuzung zweier Kleinspecies eine Polymorphie zu erzeugen, wie vorher niemals beobachtet wurde, und es ist die Möglichkeit gegeben, daß Bastardierung ursprünglich den Anstoß gegeben hat zu der Bildung der zahllosen Kleinspecies der *Erophila verna*, denn zwischen Rosens 125 Pflanzen zweiter Generation der *E. cochleata* × *radians* bestehen mindestens ebenso große Unterschiede wie zwischen irgendwelchen spontanen Kleinspecies der *Erophila*. „Denn diese Bastardabkömmlinge stehen zum großen Teil nicht mehr zwischen den Stammformen, d. h. ihre Merkmale sind nicht durch Addition oder Substraktion aus den Merkmalen" ihrer Stammeltern herzuleiten. Es ist Neues entstanden. Letzteres ist natürlich noch nicht erwiesen, wir wissen jetzt, daß ein Merkmal von „vielen Einheiten" bedingt sein kann, so daß durch Spaltung und Neukombination der zusammen ein Merkmal bildenden „Einheiten" scheinbar Neues entstehen kann, ohne daß neue „Einheiten" gebildet sind, aber zweifellos ist die Beobachtung Rosens, daß Bastarde zwischen Kleinspecies die Kleinspeciesgrenze durchbrechen können, von großer Wichtigkeit. Mit Recht schließt er:

„Es eröffnen sich hier Möglichkeiten, dem Artbildungsproblem einen Schritt näher zu kommen, auf die ich jetzt noch nicht eingehen darf. In einigen Jahren hoffe ich, gestützt auf das dann herangewachsene Material, mit größerem Rechte sprechen zu können."

Wenden wir uns jetzt den *Resedaceen* zu.

Die

Resedaceae

werden alles in allem wohl am besten an die *Capparidaceen* angeschlossen. Was EICHLER in seinen Blütendiagrammen darüber sagt, gilt noch heute und mag hier folgen: „die neueren Autoren bezeichnen sie jedoch als am nächsten mit den *Capparideen* und *Cruciferen* verwandt, MÜLLER-ARGOV. hält sie sogar für ein Mittelglied zwischen beiden. Nun sind allerdings vielfache Beziehungen zu denselben nicht zu leugnen: die ganze Tracht, Geruch, Geschmack, die auch bei manchen *Capparideen* ähnliche Blütenzygomorphie mit rückseitigem Diskus, die an *Cristatella* und *Schizopetalum* erinnernde Zerteilung der Kronblätter, die parietale Placentation, Samenbildung und andere Merkmale. Allein in den Einzelheiten der Blütenkonstruktion zeigen sich doch bedeutende Unterschiede: die *Resedaceen* sind niemals echt 4-zählig, das Androeceum geht nicht aus dimeren Quirlen hervor, die eigentümliche Ausbildung des Vaginalteils der Kronenblätter, wie sie sich bei den *Resedaceen* findet, hat weder unter den *Capparideen*, noch den *Cruciferen* Analoga, ebensowenig ihre halboffenen Karpiden, die charakteristische Fruchtdehiszenz jener Familien aber kommt bei den *Resedaceen* nicht vor. Als ein Mittelglied zwischen *Cruciferen* und *Capparideen* können sie daher keinesfalls angesehen werden; sie passen sogar nicht einmal recht in die Reihe der *Rhoeadinae* hinein und dürften vielleicht richtiger den *Cistifloren* zugeteilt werden. Indes fehlt es bei diesen ebenfalls an einem deutlichen Anschluß; alles in allem betrachtet, erscheinen doch schließlich die *Capparideen* als nächste Verwandte, und so habe ich denn die Familie, wenngleich mit einigem Widerstreben, an deren Seite und in der Reihe der *Rhoeadinae* belassen".

Die *Resedaceen* haben in der Tat mit den *Capparidaceen* die parietale Placentation, das Gynophor und die zygomorphe Ausbildung der Blüte gemein, und so wie diese sind sie vorzugsweise Bewohner niederer, trockener, sandiger und warmer Gegenden.

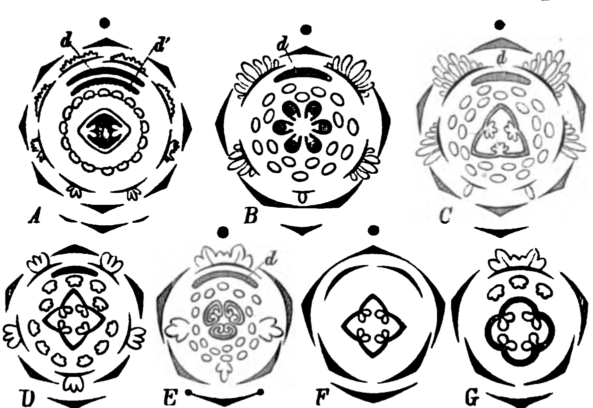


Fig. 647. A Randonia africana COSS. B Astrocarpus sesamoides NECKER. C Reseda odorata L. D R. alba L. E R. Luteola L. F Oligomeris dipetala (AIT.) MÜLL.-ARG. (ohne die Stamina). G O. subulata (DELILE) BOISS. Alle nach EICHLER.

Die *Resedaceen* können in 2 Serien zerlegt werden, in die der *Astrocarpeen* mit freien Karpellen und in die der *Resedeen* mit unten verwachsenen, oben aber noch freien Karpellen. Zu den *Astrocarpeen* gehören *Astrocarpus* und *Caylusea*, zu den *Resedeen*: *Reseda, Oligomeris, Randonia* (mit perigyner Blütenhülle) und *Ochradenus* (mit ganz geschlossener beerenähnlicher Frucht).

Nebenstehende Diagramme zeigen die Grundpläne der Blüten. Die *Resedaceae* sind krautige oder strauchige Pflanzen mit wechselständigen Blättern und kleinen Stipulis. Die zygomorphen Blüten stehen in Trauben oder Aehren, haben einen 4- bis

8-blätterigen Kelch und 2 bis 8 zerschlitzte Petala (*Ochradenus* ist apetal), 3—∞ Stamina und ein 2- bis 6-blätteriges Gynoeceum. Die Zygomorphie wird bewirkt durch stärkere Ausbildung der der Abstammungsachse zu gewendeten Teile und durch eigentümliche Diskusbildungen. Andro-gynophore und Gynophore sind häufig, und eine Blüte mit großem Gynophor, wie die von *Caylusea canescens*, erinnert sehr an die der *Capparideen*, nur hat diese 5 Petala und 5 Sepala.

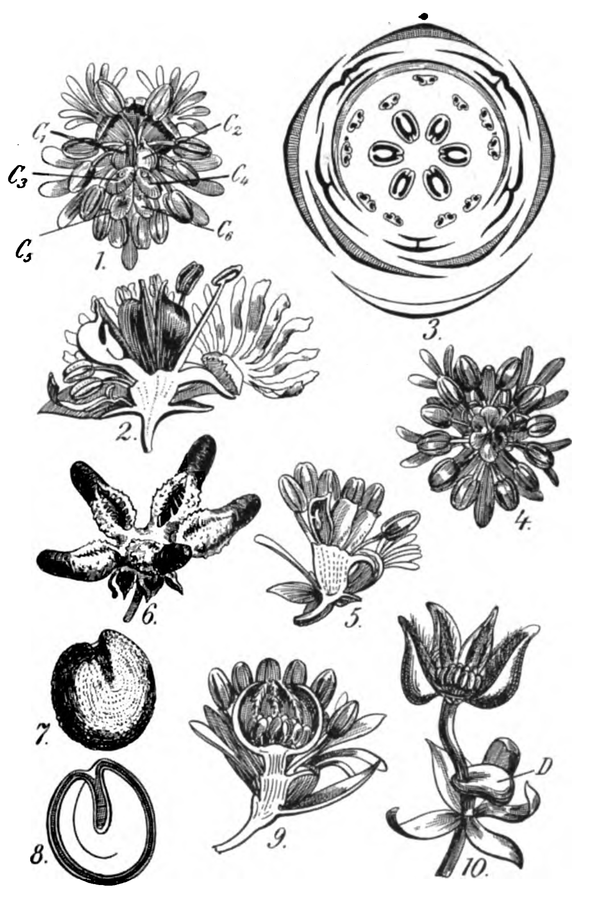


Fig. 648. Astrocarpus-Caylusea. 1 Astrocarpus, nach BAILLON. 1 Blüte mit 6 Karpellen (C_1—C_6). 2 Blüte halbiert. 3 Blütendiagramm. 4 Blüte mit 12 Staubblättern. 5 Selbige halbiert. 6 Frucht. 7 Same. 8 Same halbiert. 9 Caylusea abyssinica, halbierte Blüte, nach BAILLON. 10 Frucht von Caylusea canescens, nach HELLWIG, zwei vordere Karpelle weggelassen, um die Samen zu zeigen, ebenso die Krone und die Antheren, um das stark entwickelte Gynophor zu zeigen. D Diskus.

Obenstehende Abbildungen mögen einen Eindruck der Familie geben. *Astrocarpus* zählt nur eine Art, *A. sesamoides* (L.) DUBY, einen vom Grunde an verästelten sehr variablen Strauch mit alternierenden, ganzrandigen, lanzettlichen Blättern, welcher in Südwesteuropa von der Ebene bis an die Schneegrenze vorkommt. *Caylusea* zählt 2 Arten: *C. abessynica* in den Bergen Ostafrikas und *C. canescens* in Nordafrika, Arabien, Nordwestindien.

Reseda ist eine Gattung von 1- bis 2-, selten mehrjährigen Kräutern mit alternierenden, einfachen oder fiederteiligen Blättern, der nördlichen. gemäßigten und subtropischen Zone der alten Welt angehörend, besonders um das Mittelmeer und um das Rote Meer verbreitet. Während die *Resedaceen* also im allgemeinen dem Mittelmeergebiet angehören, von



Fig. 649. Reseda nach BAILLON. 1—4 Reseda lutea. 7 Reseda luteola. 8—10 Reseda odorata, 1 Blühende Sproßspitze. 2 Blüte. 3 selbige nach Entfernung der Corolla. 4 Blüte halbiert. 5 Same. 6 selbiger halbiert. 7 Blühende Sproßspitze. 8 Frucht. 9 Same. 10 Same halbiert.

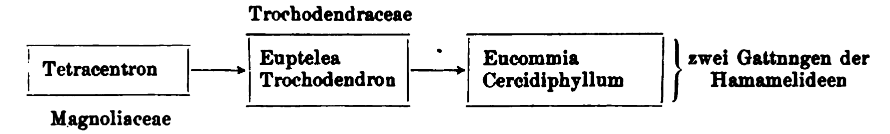
wo aus sie sich über Europa und Asien bis Ostindien verbreitet haben, hat *Oligomeris* eine eigentümliche dislozierte Verbreitung, nämlich 4 Arten am Kap und 1 durch das ganze Mediterrangebiet bis Ostindien und auch noch in Kalifornien!

Zweiunddreissigste Vorlesung.

Proterogenen und Saxifragenen.

Die letzte Gruppe, welche HALLIER zu den *Proterogenen* bringt, ist die der *Hamamelinen*, zu denen er die *Hamamelidaceae* und die *Platanaceae* rechnet und die er beide von *Magnoliaceen* herleitet.

Die Ableitung von SOLEREDER ist, wie wir in der 18. Vorlesung sahen, folgende:



Die *Trochodendraceae*, welche HALLIER schon zu den *Hamamelidaceen* rechnet, haben wir bereits besprochen. Von diesen *Trochodendraceen*, denen das Perianth fehlt, ist *Trochodendron* noch hermaphrodit, *Euptelea* aber schon in ♂ und ♀ Blüten differenziert; beide Gattungen sind poly- und apokarp, bei *Trochodendron* jedoch findet sich ein Anfang von Synkarpie, da diese Gattung aber „*Coniferen*"-Holz hat, ist auch ihre primitive Stellung wohl verbürgt.

Nun hat SOLEREDER (Ber. D. Bot. Ges.) zu zeigen versucht, daß was man bisher bei *Cercidiphyllum* für ♀ Blüten gehalten hat, in der Tat als Infloreszenzen angesehen werden muß, deren Blüten auf ein Karpell reduziert sind, weshalb seines Erachtens *Cercidiphyllum* zu den *Hamamelideen* gestellt werden muß und seine Aehnlichkeit mit *Trochodendron* geringer wird. HARMS ist aber nicht von der Notwendigkeit, die ♀ Blüte von *Cercidiphyllum* als eine Infloreszenz aufzufassen, überzeugt und läßt deshalb *Cercidiphyllum* bei den *Trochodendraceen*, wo es vor SOLEREDERS Untersuchungen untergebracht war. HALLIER bringt gar *Tetracentron*, *Trochodendron* und *Euptelea* ebenfalls zu den *Hamamelideen*, so daß es nur die Frage zu sein scheint, wo die Grenze zwischen *Magnoliaceen* und *Hamamelideen* verläuft. Viel wichtiger aber scheint mir die Frage, ob denn die *Hamamelidaceen* in der Tat bei den *Magnoliaceen* ihre nächsten Verwandten haben, eine Frage, welche um so mehr berechtigt ist, da ja die Zugehörigkeit von *Tetracentron* zu

den *Magnoliaceen* keineswegs feststeht, dieses im Gegenteil mit seinen streng vierzähligen Blüten und ährenförmigen Infloreszenzen eine auf jeden Fall sehr abweichende Gattung darstellt. Nun stimmen fast alle Autoren darin miteinander überein, daß die *Hamamelidales* mit *Saxifragaceen* verwandt sind, und auch HALLIER nimmt Verwandtschaft mit *Saxifragaceen* an. Da nun aber HALLIER die noch übrig bleibenden Dikotylen von *Saxifragaceen* herleitet, so scheint es mir am besten, zunächst die Frage zu erörtern, ob in der Tat der Rest der Dikotylen von *Saxifragaceen* hergeleitet werden kann.

HALLIER, der diese Meinung in seiner *Juliana*-Arbeit vertrat, teilt deswegen die Dikotylen in *Proterogenen* und *Saxifragenen* ein und schließt die

Saxifragenen,

indem er die *Saxifragaceae* aus *Hamamelidaceen* oder aus *Magnoliaceen* herleitet, an die *Proterogenen* oder *Polycarpicae* an. WETTSTEIN hingegen will nur einen Teil der Dikotylen von *Polycarpicae* herleiten, nämlich die choripetalen Reihen der *Rhoeadales*, *Parietales*, *Guttiferales*, *Rosales* und *Myrtales* und die sympetalen Reihen der *Bicornes*, *Primulales*, *Tubiflorae* und *Contortae*. Die übrigen Dikotylen leitet er von den *Tricoccae* her und zwar die choripetalen Reihen der *Columniferae*, *Gruinales*, *Terebinthales*, *Celastrales*, *Rhamnales* und *Umbelliflorae* und die sympetalen Reihen der *Diospyrales*, *Convolvulales*, *Ligustrales* und *Rubiales*.

Die von den *Polycarpicae* und die von den *Tricoccae* hergeleiteten Reihen haben aber doch einen gemeinsamen Ursprung, indem *Polycarpicae* und *Tricoccae*, der WETTSTEINschen Auffassung nach, zusammen in der ursprünglichen Klasse der *Monochlamydeen* wurzeln. Der Zweig, welcher von den *Urticalen*-*Polygonalen*-Reihen der *Monochlamydeen* zu den *Polycarpicae* führt, hat weiter als Seitenzweig die choripetale Reihe der *Centrospermae* und die sympetale der *Plumbaginales*, während die *Monochlamydeen* durch die *Verticillatae* in den *Gymnospermen* wurzeln. Ebenfalls, aber unabhängig von diesen, sind nach WETTSTEINS Meinung die *Protealen* aus den *Gymnospermen* hervorgegangen und aus diesen die *Santalales*, während er den *Salicalen* und *Piperalen* keinen Platz anzuweisen vermag.

Die Uebersichten (S. 929 und 930) mögen die Verschiedenheiten zwischen den Systemen von WETTSTEIN und HALLIER klar machen. In der Auffassung, daß die Monokotylen den *Polycarpicae* entspringen, sind sie einig.

Daß ich hier die Systeme WETTSTEINS und HALLIERS einander gegenüberstelle, hat seinen Grund darin, daß dies eigentlich die beiden einzigen Autoren sind, welche versucht haben, ein phylogenetisches System aufzustellen. ENGLER hat offenbar den Versuch dazu aufgegeben und sich, dem Tatbestande unserer Kenntnisse entsprechend, damit zufrieden gegeben, ein übersichtliches System über das Pflanzenreich aufzustellen, das von fast täglich wechselnden, unsicheren phylogenetischen Ansichten möglichst wenig berührt wird. Das ist kein geringes Verdienst, und wenn es vielleicht etwas starr ist, so ist es zu gleicher Zeit uns Jüngeren eine Mahnung, mit Vorsicht Phylogenetik zu treiben.

Folgendes Schema zeigt das v. WETTSTEINsche System in der von ihm gegebenen Form (Handb. d. Syst. Bot., p. 515):

	Dikotyledones			Monokotyledones
Gymnospermae	Choripetalae		Synpetalae	
	Monochlamydeae	Dialypetales		
→	Verticillatae			
	Fagales			
	Myricales			
	Juglandales			
	Urticales			
	Polygonales			
	Centrospermae		Plumbaginales	
	Hamamelidales			
		Polycarpicae		Helobiae
		Rhoeadales		Liliiflorae
		Parietales	Synandrae	Enantioblastae
		Guttiferales	Bicornes	
			Primulales	Glumiflorae
		Rosales	Tubiflorae	Scitamineae
		Myrtales	Contortae	Gynandrae
	Tricoccae			Spadiciflorae
		Columniferae	Diospyrales	
		Gruinales	Convolvulales	
		Terebinthales		
		Celastrales	Ligustrales	
		Rhamnales		
		Umbelliflorae	Rubiales	
- - - →	Proteales			
	Santalales			
	?Salicales			
	?Piperales			

Es möge hier das System von HALLIER in seinen Hauptzügen folgen, wie ich es aus seiner *Juliania*-Arbeit zusammengestellt habe.

Dem HALLIERschen System kann sicher nicht der Vorwurf zu großer Starrheit gemacht werden; es wird von seinem emsig tätigen Urheber entsprechend seinen Forschungen fortwährend geändert, und ich glaube, daß HALLIER, dessen Bemühungen ich hoch schätze und dessen große Kenntnisse der *Angiospermen* weit über die meinigen hervorragen, gut tun und auch mehr Anerkennung für seine Bestrebungen finden würde, wenn er keine weiteren Aenderungen darin anbrächte, bevor seine Forschungen zu einem gewissen Abschluß gekommen sind. Auch seit der *Juliania*-Arbeit hat er (Bot. Centralbl., Bd. 40, 1909, p. 185) sein System wieder nicht unerheblich geändert, indem er die *Ternstroemiaceae* statt der *Saxifragaceae* von *Magnoliaceen* herleitet und die *Saxifragaceae* von diesen *Ternstroemiaceen* abstammen läßt. Das hat wieder vielerlei Umstellung und die Zerlegung seiner *Saxifragenen* (olim) in *Theigenen* (die von den *Ternstroemiaceen* hergeleiteten Reihen) und in *Saxifragenen sensu str.* (die von den *Saxifragaceen* stammenden Reihen) zur Folge.

System Hallier.

Campanulaceae
Compositen
Campanulinen
Valerianac. Dipsac.
Caprifoliac.
Agregat.
Myrsinaceae
Primulinen
Clethracea
Bicornes
Styraceae
Styracenen
Rubiaceae Umbelliferae
Cornaceae
Umbellifloren
Boraginaceae
Pittosporaceae
Tubifloren
Caryophyllaceae
Caryophyllinen
Geraniaceae
Gruinales
Flacourtiaceae
Salicaceae
Peponiferen
Polygalaceae
Polygalinen
Euphorbiaceae
Sterculiaceae
Columniferen
Guttiferen
Ochnaceae
Ternstroemiaceae
Guttales
Lythraceae
Myrtinen
Monocotylen
Rhamnaceae
Rhamnales
Celastraceae
Celastrales
Sapindaceae
Aesculinen
Capparidaceae
Rhoeadinen
Aristolochiaceae
Aristolochiales
Nepenthaceae
Nepenthales
Terebinthaceae
Amentaceae
Rutaceae
Terebinthinen
Menispermaceae
Berberidaceae
Ranales
Saxifragaceae
Rosales
Piperaceae
Piperinen
Hamamelidaceae
Hamamelinen
?
Saxifragenen
Magnoliaceae
Anonales
Proterogenen
Gymnospermae (Bennettitales)

Der Hauptunterschied zwischen den Systemen v. WETTSTEINS und HALLIERS bleibt aber die Stelle, welche diese Autoren den *Monochlamydeen* zuweisen, und ich glaube, es ist am besten, jetzt einmal zu sehen, inwieweit die Meinung HALLIERS, die *Monochlamydeen* seien eine reduzierte Gruppe, zwingend ist.

Fangen wir mit den

Casuarinaceen

an, einer Familie, welche nach WETTSTEIN recht isoliert steht, so daß sie für sich die Reihe der *Verticillatae* bildet und starke Beziehungen zu den *Gymnospermen* zeigt. Hierher gehört nur eine Gattung, *Casuarina*, mit etwa 25 Arten in Australien und auf den indo-malayischen Inseln; eine Art sah ich im Tengergebirge (Ost-Java) etwa 6000 Fuß ü. M. ungefähr in der Weise kleiner Fichtenwäldchen wachsen, aber auf Sumatra z. B. kommen Arten im Flachlande vor.

Am Mittelmeere werden *Casuarina*-Arten kultiviert, und als ich 1888 als 21-jähriger Student in Cannes und Antibes, ohne je von *Casuarina* gehört zu haben, diese Bäume sah, wurde ich sofort von ihrem *Equisetum*-artigen Aeußern betroffen und konnte, da die Pflanzen nicht blühten, nur an baumartige *Equisetaceen* denken. Dieses *Equisetum*-artige Aussehen der Zweige — der Stamm ist ganz gewöhnlich — beruht nicht nur auf dem Umstand, daß die Blätter so wie bei *Equisetum* reduziert sind und die Zweige die Photosynthese übernommen haben, sondern auch darauf, daß die Zweige an den Knoten sehr brüchig sind und sich genau so wie bei *Equisetum* aus den Blattscheiden herausziehen lassen. Diese Eigenschaft muß einem jeden, der *Casuarina* sieht, sofort auffallen, und ihr verdankt eine der Arten, *Casuarina equisetifolia* FORST., ihren Namen.

Mit Recht beschreibt denn auch ENGLER die *Casuarinen* als „Bäume oder Sträucher von der Tracht der Schachtelhalme mit meist quirlig angeordneten, schuppenförmigen, miteinander zu einer Scheide vereinigten Blättern, regelmäßig gerippten und gefurchten Internodien und quirliger Verzweigung".

In anatomischer Hinsicht soll Uebereinstimmung mit den *Gymnospermen* bestehen im Vorhandensein von Transfusionsgewebe und in dem Bau des Spaltöffnungsapparates.

„Ein typischer Spaltöffnungsapparat", sagt HABERLANDT (Phys. Pflanzenanatomie, 3. Aufl., p. 396), „wie er bei der Mehrzahl der Monokotylen und Dikotylen mit schwach gebauter Epidermis vorkommt, ist folgendermaßen gebaut. Die beiden nebeneinanderliegenden Schließzellen sind von schlauchförmiger Gestalt, an ihren beiderseitigen Enden durch dünne Scheidewände voneinander getrennt, und lassen zwischen sich die eigentliche Spaltöffnung frei. Auf ihrer der Spaltöffnung zugekehrten Bauchseite besitzt jede Schließzelle stärkere Membranverdickungen als auf der meist zartwandigen Rückenseite. Gewöhnlich ist die Bauchwand mit 2 meist stark kutinisierten Verdickungsleisten versehen, welche der oberen und unteren Längskante entsprechen und auf dem Querschnitte mehr oder minder spitze vorspringende Hörnchen bilden. Diese beiderseitigen Leisten überdecken zwei Hohlräume, welche durch die Zentralspalte voneinander getrennt werden; der obere Hohlraum heißt Vorhof, der untere Hinterhof. Beide Höfe werden samt der sie trennenden Zentralspalte von den Bauchwandungen der Schließzellen begrenzt und stellen die ungleich weite, in der Mitte verengte Spalte dar. . . .

Die Rückenwände der Schließzellen sind bei dem in Rede stehenden häufigsten Bautypus in ihrer ganzen Ausdehnung unverdickt und wölben sich meist konvex in das Lumen der benachbarten Epidermis- resp. Nebenzellen vor."

„Bei den *Gymnospermen* hingegen", sagt HABERLANDT (l. c., p. 413), „sind die Spaltöffnungen nach den Untersuchungen von G. KRAUS, TSCHIRCH, MAHLERT, KLEMM u. a. im ganzen ziemlich übereinstimmend gebaut. Sie kennzeichnen sich vor allem dadurch, daß sich der Porus nicht in Vorhof, Zentralspalte und Hinterhof gliedert, sondern nur wenig tief und überall gleich weit ist oder sich in der Mitte ein wenig verbreitert (Fig. 650, 5). Der Verschluß ist also viel weniger vollkommen als bei den *Angiospermen*. Die Bauchwände der Schließzellen sind meist zarter als die meist verdickten Rückenwände, . . . die Beweglichkeit wird stets (wie bei den *Angiospermen*) durch Hautgelenke versichert."

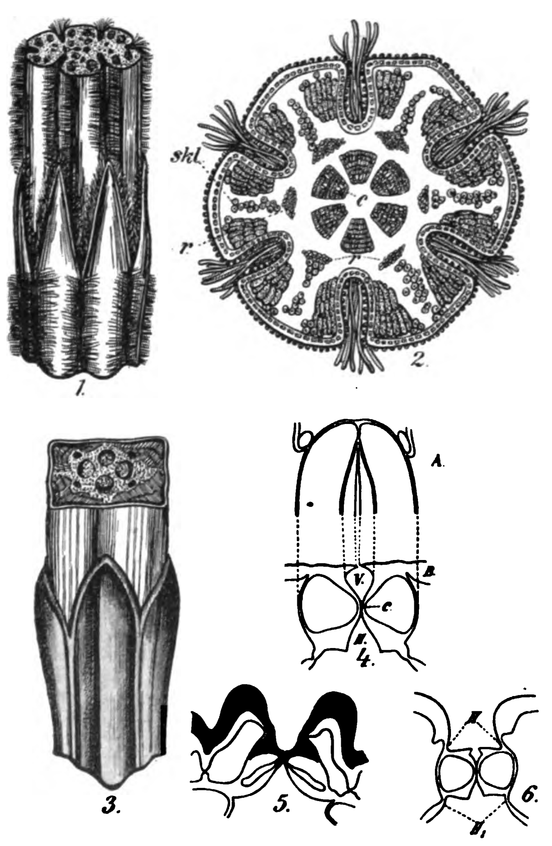


Fig. 650. Casuarina und Spaltöffnungstypen. 1—3 nach ENGLER. 1 Stück eines Zweiges von C. equisetifolia FORST. 2 Querschnitt desselben, bei r die in die Blüte eintretenden Leitbündel. c Die im Zentrum vorhandenen Teile der Leitbündel, welche im nächstoberen Internodium in die Rinde austreten. skl Sklerenchym. 3 Stück eines Zweiges von C. nodiflora FORST. 4 Spaltöffnung von Narcissus biflorus, nach HABERLANDT. A Hälfte der Oberflächenansicht. B Querschnittansicht. V Vorhof, c Zentralspalte, H Hinterhof. 5 Spaltöffnung von Juniperus macrocarpa, nach KLEMM. 6 Spaltöffnung von Chlorophytum comosum. H, H_1 Hautgelenke.

Hautgelenke sind auch bei den oben besprochenen Spaltöffnungen der *Angiospermen* vorhanden; darüber sagt HABERLANDT l. c., p. 396: „Alle Spaltöffnungsapparate, die beim Spiel des Oeffnens und Schließens in der Oberflächenansicht ihre Umrißform verändern, dürfen zwischen die starren Epidermiswände nicht fest und unverrückbar eingeklemmt sein. Um die Beweglichkeit der Schließzellen auf der Rückenseite zu ermöglichen, tritt demnach zu beiden Seiten derselben in der äußeren Epidermiswand ein mehr oder weniger verdünnter Membranstreifen auf, der beim Oeffnen und Schließen wie ein Scharnier wirkt und von SCHWENDENER, der zuerst darauf aufmerksam machte, als Hautgelenk bezeichnet wird" (vergl. Fig. 650, 6).

Bei den *Cyperaceen* und *Gramineen*, welche eine besondere Art von Spaltöffnungen haben (siehe dort), repräsentiert die ganze dünne Außenwand der Nebenwand das Hautgelenk.

Von allen *Angiospermen* gibt es nun nur eine, *Casuarina*, welche den Spaltöffnungstypus der *Gymnospermen*, sei es auch in vorgeschritteneren Maße, aufweist.

In dieser Uebereinstimmung im Baue des Spaltöffnungsapparates von *Casuarina* mit dem der *Coniferen* erblickt nun PORSCH (Der Spaltöffnungsapparat von *Casuarina* und seine phyletische Bedeutung, Oesterr. bot. Zeitschr., 1904) den Ausdruck tatsächlicher verwandtschaftlicher Beziehungen, wenn er auch zugibt, daß der Apparat von *Casuarina* auch mit dem der *Equiseten* allerdings entfernte Analogien aufweist.

Und in seiner im nächsten Jahre bei Gustav Fischer erschienenen Schrift „Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie" sagt PORSCH:

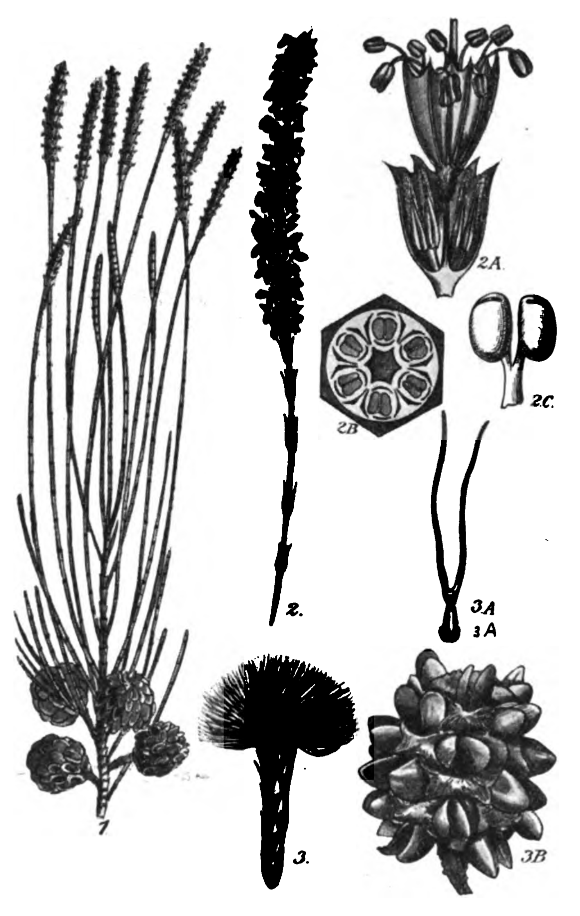


Fig. 651. Casuarina. 1 C. equisetifolia FORST. Zweig mit männlichen Blüten und Früchten, nach POISSON. 2 C. stricta AIT. (C. quadrivalvis LABILL.), männliche Aehre in voller Blüte, nach TURPIN. 2 A, 2 B, 3, 3 A, 3 B C. equisetifolia, nach ENGLER. 3 ♀ Infloreszenz. 2 A Stück einer ♂ Aehre, der untere Brakteenwirbel halbiert. 2 B Diagramm eines ♂ Blütenquirls. 2 C C. nodiflora FORST, nach POISSON, Stamen. 3 A Weibliche Blüte. 3 B Frucht von C. Sumatrana, nach WETTSTEIN.

„Unter den *Angiospermen* zeigt noch gegenwärtig die Familie der *Casuarinaceen* in ihrem Spaltöffnungsapparate den Höhepunkt der konsequenten Weiterführung des bei den *Gymnospermen* vorgezeichneten Bauplanes, eine Tatsache, die in der innigen Verwandtschaft dieser Familien mit den *Gymnospermen* ihre Parallele und Erklärung findet."

Worauf stützt sich aber die Verwandtschaft der *Casuarineen* mit den *Gymnospermen?* Sehen wir uns daraufhin zunächst einmal ihre Blütenstruktur an.

Die männlichen Blüten stehen in kätzchenartigen Aehren, meistens am Ende der gewöhnlichen rutenförmigen Zweige, seltener in zusammen-

gesetzten Aehren, die weiblichen hingegen in kurzen Köpfchen am Ende kleiner seitlicher Kurztriebe.

Die männlichen Blüten stehen quirlig in den Achseln der brakteenartigen Laubblätter an den Enden junger rutenförmiger Zweige und bilden zusammen eine Art Aehre.

Jede männliche Blüte hat ein aus 2 [1]) median stehenden hochblattartigen Blättern bestehendes Perianth und 2 laterale Vorblätter. Jede Blüte hat nur ein zentrales Stamen, das bei der Streckung die Vorblätter in die Höhe hebt und anfänglich ein kurzes, sich später streckendes, oben mehr oder weniger gespaltenes Filament hat, weswegen die Thecahälften auseinanderliegen (Fig. 651, 2 C). Jede Thecahälfte hat 2 Loculi und öffnet sich mittels einer Längsspalte.

Die weiblichen Blüten stehen in Köpfchen, welche bald kegelförmig werden. Bei *Casuarina suberosa*,

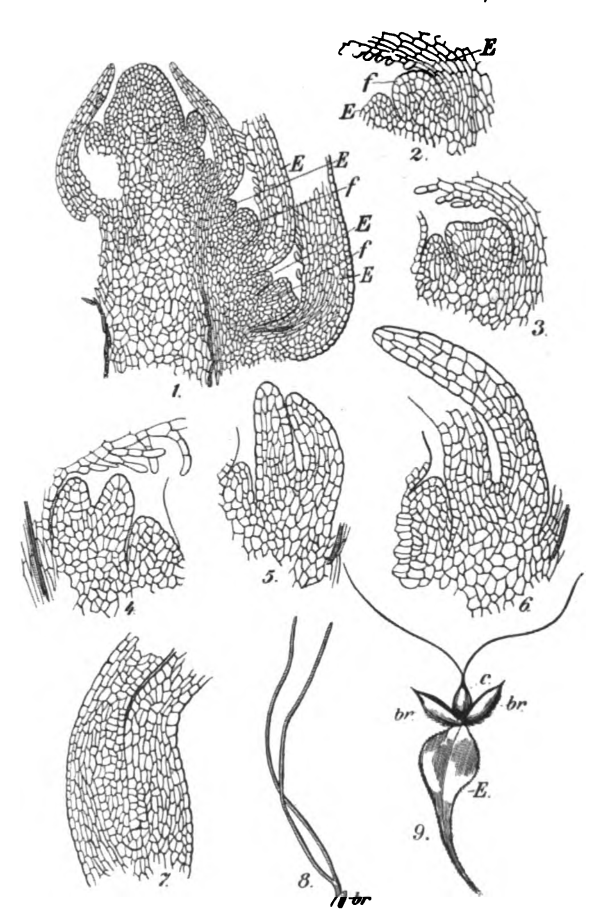


Fig. 652. **Casuarina tuberosa** Ott. et Dietr., nach Treub. 1 Längsschnitt einer sehr jungen ♀ Infloreszenz. E Tragblatt, in dessen Achsel eine Blüte steht, oder Rand eines benachbarten Tragblattes, f junge ♀ Blüte. 2—6 Mediane Längsschnitte sehr junger weiblicher Blüten, in der der Reihe nach numerierten Folge; unten, in der Fig. 6, die Ovarialhöhlung. 7 Unterer Teil einer Blüte mit bereits großen Narben, die Ovarialhöhlung verschwunden. 8 Junge Blüte, in welcher noch keine Spur von Placenten vorhanden. br eines der Vorblätter. 9 Weibliche Blüte mit Tragblatt von C. **stricta**, nach Turpin. E Tragblatt, br Vorblätter, c Ovar.

bei der zum ersten Male durch Treub die Struktur der weiblichen Blüten klargelegt wurde, entstehen diese Köpfchen mit der denkbar größten Unregelmäßigkeit auf Zweigen und Zweiglein sehr verschiedenen Alters, ja sogar oft auf ganz alten dicken Zweigen.

Die weibliche Blüte ist perianthlos, hat aber zwei Vorblätter, ist also einer ♂ Blüte vergleichbar, die das Perianth verloren hat; sie steht in der Achsel eines Tragblattes und besteht also nur aus einem nackten Fruchtknoten mit 2 langen, fadenförmigen Narben. Die jungen Blüten entstehen in den Achseln ihrer Tragblätter als kleine Höcker, welche

1) Selten auf das hintere reduziert.

bald 2 Protuberanzen zeigen, die jungen Karpelle, welche, sich stark verlängernd, sich bald aneinander legen und nur eine kleine Ovarialhöhlung an ihrer Basis freilassen. Bald findet nun Verwachsung im unteren Teile statt, wodurch die kaum gebildete Ovarialhöhlung bis zum Schwinden zusammengedrückt wird (Fig. 652, 7). Hingegen bleiben die Spitzen der Karpelle frei, wachsen sehr schnell in die Länge und bilden die zwei langen fadenförmigen Stigmata, welche über das Tragblatt hinausragen und dem Blütenköpfchen ein haariges Aussehen verleihen. Durch Druck der bald verholzenden Vorblätter wird die Blüte abgeplattet, und es schwindet, wie wir sahen, die Ovarialhöhlung bis auf eine feine Linie.

Trotzdem also die Stigmata gebildet sind, enthält die Blüte noch nicht einmal eine Ovarialhöhle, viel weniger Ovula. Die Blüte verlängert sich nun stark, und im unteren Teile, unterhalb

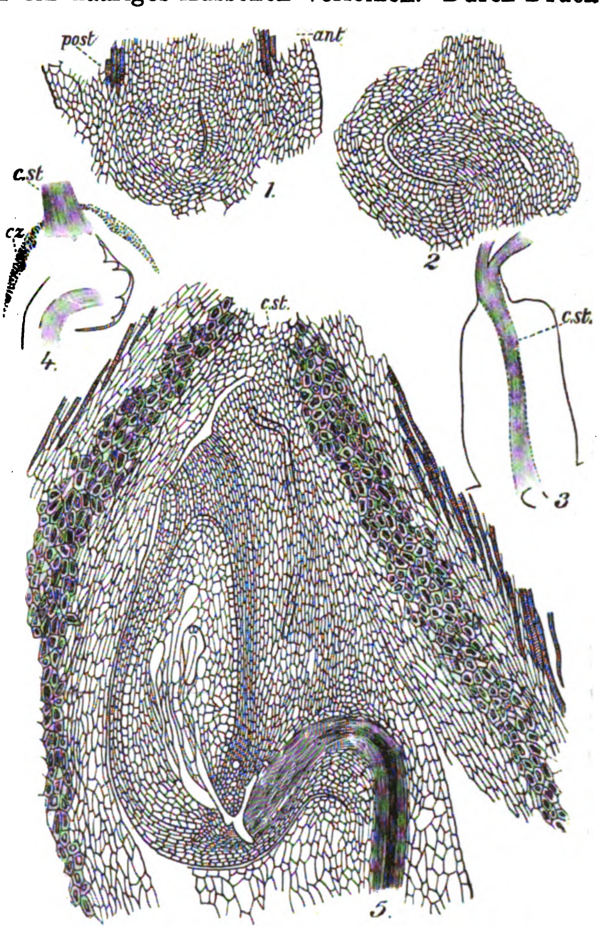


Fig. 653. Casuarina tuberosa, nach TREUB. 1 Medianer Längsschnitt durch den Ovarialteil einer Blüte. ant Vorderseite, post Hinterseite. 2 Idem durch eine etwas ältere Blüte. 3 Medianer Längsschnitt durch die ganze Blüte, deren unterer Teil in der vorigen Figur abgebildet ist. cst Griffelzylinder. 4 Längsschnitt durch den Ovarialteil einer älteren Blüte. cst Griffelzylinder, cr Kristallschicht. 5 Längsschnitt durch ein befruchtetes Ovulum und die angrenzenden Teile der Ovarialhöhlung.

der Stigmata, in dem Teile also, den man den Griffel nennen kann, differenziert sich ein zentrales Gewebe, von TREUB Griffelzylinder, „cylindre stylaire“ genannt, und ein Mantel, in welchem sich Tracheiden ausbilden. Dieser Mantel wird später zu den Flügeln der samaroiden Frucht auswachsen. Unten in der Blüte sehen wir nun eine kurze gebogene Linie, die letzte Spur der Ovarialhöhlung, welche nie ganz schwindet. Diese fängt jetzt an sich zu vergrößern, während der untere Teil der Blüte bedeutend in die Dicke wächst. Der Ovarialspalte gegenüber sehen wir eine feine schwarze Linie, die andere Seite der Ovarialhöhlung, und das Gewebe zwischen der Spalte. Diese schwarze Linie ist nach oben in direkter Verbindung mit dem Griffelzylinder,

nach unten mit dem Gewebe unterhalb der Ovarialhöhlung. Dieses Gewebe ist Placentargewebe, das also an der Grenze, wo die beiden Karpelle aneinanderschließen, entsteht und nach oben mit dem Griffelzylinder in Verbindung tritt. Diese zentrale Placenta teilt die Ovarialhöhlung in 2 Loculi, und bildet gewöhnlich 2 Ovula, und zwar, mit seltenen Ausnahmen, beide in demselben Loculus. Es bildet sich aber trotzdem bei *Casuarina* nur ein befruchtungsfähiges Ovulum aus, das andere geht früher oder später zugrunde; die Spitze des Placentarhöckers in der Fig. 653, 2 ist schon die erste Anlage des Ovulums, das in Fig. 653, 4 schon gut kenntlich ist. Beim weiteren Wachstum der Blüte hebt sich das Ovulum, und das Gewebe, welches das Ovulum mit dem Griffelzylinder verbindet, kommt vertikal zu stehen (Fig. 653, 5). Dieses Gewebe nennt Treub die Brücke, und diese Brücke ist der Weg, welchen der Pollenschlauch nimmt, der ja bei *Casuarina* nie in die Ovarialhöhlung hineinwächst.

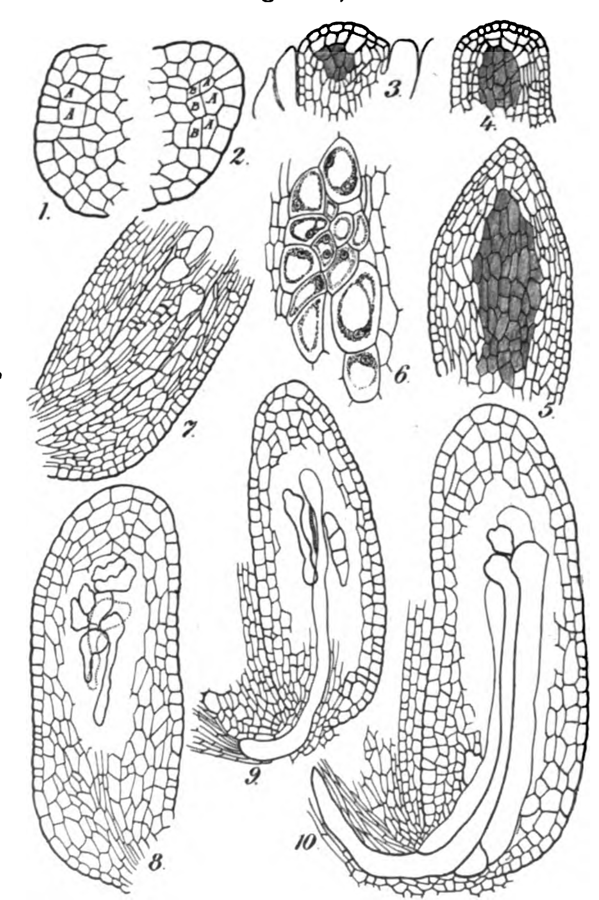


Fig. 654. Casuarina, Bildung der Embryosäcke. 1, 2 Casuarina stricta, nach Frye. 1 Nucellus mit hypodermalen Archesporzellen (AA). 2 Teilung dieser Zellen in parietale Zellen (AA) und sporogene Zellen (BB). 3—7 Casuarina tuberosa, nach Treub. 3—5 Weitere Ausbildung des sporogenen Gewebes. 6 Sterile Makrosporengruppe aus einem nicht befruchtet werdenden Ovulum. 7 Sporogenes Gewebe mit 3 Makrosporen. 8—10 Casuarina glauca, nach Treub. 8 Verlängerung der Makrosporen in der Richtung der Chalaza. 9 Nucellus mit (von links nach rechts) einer Makrospore, sich in der Richtung der Chalaza verlängernd, mit einer Tracheide, einer bis in die Chalaza vorgedrungenen Makrospore und einer aus der Teilung einer Makrosporenmutterzelle hervorgegangenen Reihe von 4 Makrosporen. 10 Mehrere Makrosporen bis in die Chalaza, eine sogar bis in den Gefäßbündel des Funiculus vorgedrungen.

Ganz eigenartig ist bei *Casuarina* die

Bildung des Embryosackes.

Im Nucellus entsteht ein ausgedehntes sporogenes Gewebe, mehrere subepidermale Zellen teilen sich transversal, werden infolgedesseu tiefer in den Nucellus vergraben und bilden ein lateral scharf begrenztes, vielzelliges, sporogenes Gewebe. Später wird es auch gegen die Mikro-

pyle hin scharf abgegrenzt, nicht aber in der chalazalen Region, wo ein bedeutendes interkalares Wachstum stattfindet, das TREUB dazu brachte anzunehmen, daß hier neues sporogenes Gewebe gebildet wird, daß das sporogene Gewebe bei *Casuarina* also aus 2 verschiedenen Zentren entsteht, nämlich aus den anfänglich beschriebenen subepidermalen Zellen und aus Zellen, die in der Nähe der Chalaza gelegen sind. Mit Sicherheit konnte TREUB letzteren Modus aber nicht nachweisen. Zwölf Jahre später mit allen Hilfsmitteln der modernen Technik unternommene Untersuchungen von FRYE bestätigten dies bei *C. stricta* nicht, und er meint, daß der Nucellus, wenn er sich verlängert, bloß die sporogenen Zellen mit emporhebt, und daß jede der letzteren durch eigene Teilung einen Strang sporogener Zellen zurückläßt. Von den zahlreichen bei *Casuarina* gebildeten sporogenen Zellen funktionieren einige als Sporenmutterzellen, andere bleiben klein und werden früher oder später resorbiert, während noch andere bei gewissen Arten sich zu Tracheiden umbilden, welche an die Elateren bei Lebermoosen erinnern. Diejenigen, welche als Sporenmutterzellen fungieren, teilen sich und bilden eine Reihe von 4 Makrosporen. Während also das sporogene Gewebe etwa wie bei *Pteridophyten* entwickelt ist, findet doch eine spermaphytische Teilung der Makrosporenmutterzellen statt.

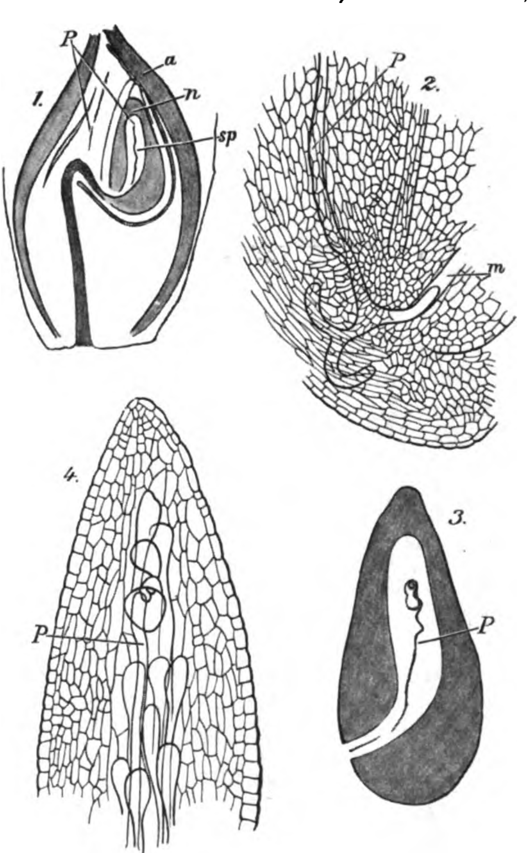


Fig. 655. **Casuarina tuberosa**, Verlauf des Pollenschlauches, nach TREUB. 1 Eintritt des Pollenschlauches in das Ovulum. a Integument, n Nucellus, sp sporogenes Gewebe, P Pollenschlauch. 2 Verankerung des Pollenschlauches (P) in der Chalaza und Eintritt desselben durch eine verlängerte Makrospore (m). 3, 4 Vordringen des Pollenschlauches (P) bis an die zu befruchtende Makrospore.

Einige dieser Makrosporen vergrößern sich zu Embryosäcken, von denen sich bis 20 in einem einzigen Nucellus bilden können.

Die Makrosporen verlängern sich in der Richtung der Chalaza, und einige dringen sogar durch die Chalaza hindurch bis in den Funiculus vor. Die nicht funktionierenden Makrosporen werden bei *Casuarina* im Gegensatz zu fast allen anderen *Angiospermen* nicht resorbiert, sondern bleiben zwischen den ausgebildeten Makrosporen liegen. Wird das Ovulum nicht befruchtet, so vergrößern sich zwar die Makrosporen,

werden sogar 2-kernig, bilden aber keine Verlängerungen in der Richtung der Chalaza.

Im fertilen Ovulum wird nur eine Makrospore befruchtet.

Der Pollenschlauch dringt nicht durch die Mikropyle in den Nucellus ein, sondern folgt der Brücke bis an die Chalaza, krümmt sich von da nach oben und wächst durch die Chalaza und zwar vielfach durch die Fortsätze der sterilen Makrosporen hindurch bis an die zu befruchtenden Makrospore; oft verankert sich dabei der Pollenschlauch durch Verzweigung in dem Funiculus, bevor er in die Chalaza eintritt.

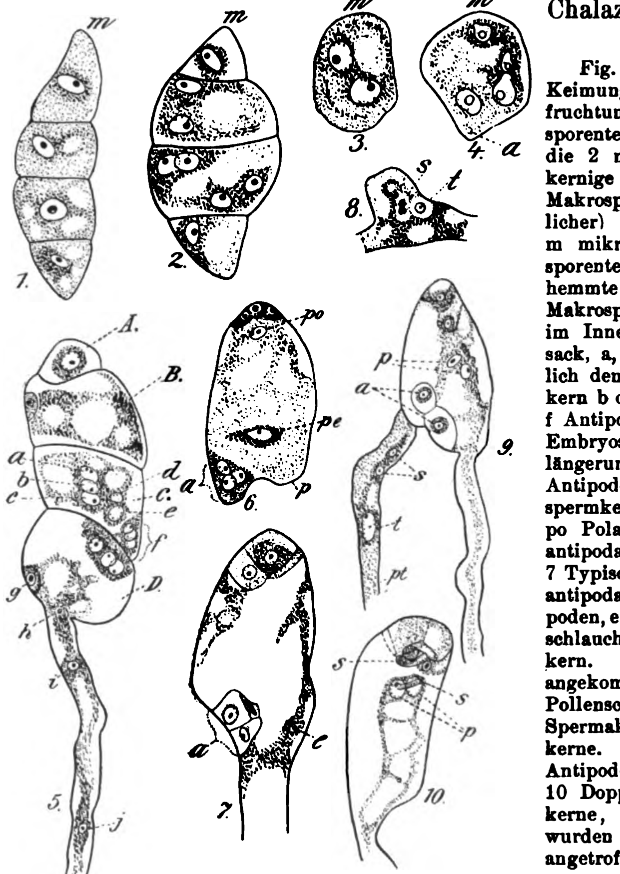


Fig. 656. **Casuarina stricta**, Keimung der Makrospore und Befruchtung, nach Frye. 1 Makrosporentetrade. 2 Aelteres Stadium, die 2 mittleren gekeimt. 3 Zweikernige Makrospore. 4 Vierkernige Makrospore. a Anfang (vermutlicher) des chalazalen Fortsatzes, m mikropylares Ende. 5 Makrosporentetrade, älteres Stadium. A gehemmte Makrospore, B gehemmte Makrospore nach einigen Teilungen im Innern, C 8-zelliger Embryosack, a, b, c, d werden wahrscheinlich den Eiapparat und einen Polkern b den anderen Polkern bilden, f Antipoden, D 7- oder 8-zelliger Embryosack mit antipodaler Verlängerung, h, i, j wahrscheinlich Antipoden und Pol- oder Endospermkerne. 6 Reifer Embryosack. po Polarkerne, p Punkt, wo die antipodale Verlängerung entsteht. 7 Typischer Embryosack mit langer antipodaler Verlängerung. a Antipoden, e Endospermkerne. 8 Dollenschlauch. s Spermakern. t Schlauchkern. 9 Embryosack mit eben angekommenem Pollenschlauch. pt Pollenschlauch, t Schlauchkern, s Spermakerne, a Antipoden, p Polarkerne. Im Eiapparat und in dem Antipodenapparat fehlt je ein Kern. 10 Doppelbefruchtung. s Spermakerne, p Polarkern. Antipoden wurden in diesem Präparat nicht angetroffen.

Damit war der erste Fall von Chalazogamie beschrieben worden. Ueber die Befruchtung konnte sich Treub keine genaue Auskunft erwerben und beschrieb, wie wir später sehen werden, einiges unrichtig, was bei der Schwierigkeit des Materials und der damals noch wenig entwickelten Technik recht begreiflich ist. Mit neueren Methoden ausgerüstet, konnte Frye, 1903 nachweisen, daß der Embryosack von *Casuarina stricta* sich ganz nach dem üblichen Typus der *Angiospermen* weiter entwickelt, und daß in ihm doppelte Befruchtung stattfindet. Obenstehende Figuren machen das wohl deutlich:

Welche Stellung müssen wir nun diesen Kenntnissen gemäß *Casuarina* zuweisen?

TREUB schuf für sie eine neue Klasse der *Angiospermen*, welche letztere er nun in folgender Weise zerlegte:

Angiospermen	
Chalazogamen	*Porogamen*
Klasse: *Chalazogamen*, bis jetzt nur *Casuarinaceae*	Klassen: *Monocotylen*, *Dicotylen*.

Worauf basierte sich nun diese Meinung von TREUB? Resumieren wir diese kurz:

Das große sporogene Gewebe von *Casuarina* ist nur mit dem, was man bei *Cycadeen* und gewissen *Coniferen* sieht, vergleichbar. Durch seine scharfe Begrenzung und durch seine innere Differenzierung, bisweilen in drei Elemente (große, zu Makrosporen werdende Zellen, kleine, später resorbierte Zellen und Tracheiden) muß man sogar bis auf die *Cryptogamen* zurückgreifen. Das alles, allerdings mit Ausnahme der Resorption der kleinen Zellen, wurde von FRYE bestätigt, der denn auch sagt: „Thus with pteridophytic sporogenous tissue there is spermatophytic arrangement of Makrospores."

Später wurden mehrzellige Archesporia von Miss BENSON gefunden bei *Fagus, Castanea, Corylus* und *Carpinus*, bei letzterer Gattung sogar ein großes zentrales sporogenes Gewebe, von CONRAD bei *Quercus*, von KARSTEN bei *Juglans* und in geringerem Grade von CHAMBERLAIN bei *Salix* und *Populus*.

So scheint also ein mehrzelliges Archespor für die Vertreter der *Monochlamydeae*, welche COULTER und CHAMBERLAIN der Kürze wegen als *Amentiferae* andeuten, charakteristisch zu sein, wenn es auch darunter Gattungen (*Alnus, Betula*) gibt mit nur einer Archesporzelle. Mehrere *Ranunculaceae* zeigen aber auch große Variabilität in der Zahl der Archesporzellen, sogar bei einer und derselben Art, und recht vielzellige Archesporen (z. B. *Helleborus cupreus, Anemonella*) kommen vor. Die *Ranunculaceae* zeigen also, wie COULTER und CHAMBERLAIN sagen, wenn sie auch meistens ein einzelliges Archespor besitzen, doch noch große Neigung zur Vermehrung dieser Zahl. Auch bei den *Rosaceen* kommen vielzellige Archesporien vor, und da nach COULTER und CHAMBERLAIN, diese 3 Gruppen, *Amentiferae, Ranunculaceae* und *Rosaceae*, als den primitiveren Mitgliedern der *Archichlamydeen* angehörig betrachtet werden, so ist man sehr leicht dazu verführt, ein vielzelliges Archespor als ein primitives Merkmal der Dikotyledonen zu betrachten." Sie weisen aber darauf hin, daß man vorsichtig sein muß, weil z. B. vielzellige Archesporien bei so hoch entwickelten *Angiospermen* wie *Asclepiadaceen, Rubiaceen* und gar *Compositen* bekannt sind.

Nun gründete sich aber TREUBS Meinung, daß die *Casuarinen* eine primitive Stellung unter den *Angiospermen* einnehmen, keineswegs ausschließlich auf dieses sporogene Gewebe. Er meinte damals schließen zu dürfen, daß sich bei *Casuarina* das Endosperm vor der Befruchtung bilde, und daß der Eiapparat aus einer einzigen Zelle, wie ein Archegon, entstände, so daß die Synergiden den Halszellen, das Ei dem Archegonei vergleichbar wären.

Das hat sich aber als Irrtum herausgestellt, der Embryosackinhalt entwickelt sich ganz nach dem üblichen *Angiospermen*-Typus, auch Antipoden, welche TREUB nicht sah, sind vorhanden, und das Endosperm entsteht nach der Befruchtung.

Demnach bleibt also nur noch das massive sporogene Gewebe als Grund für eine primitive Stellung übrig.

Als dritten Grund dafür betrachtet aber TREUB die Chalazogamie. Seiner Meinung nach mußten die Pollenschläuche, nachdem mit eintretender Angiospermie der Pollen nicht länger auf den Nucellus, sondern auf die Karpellspitzen fiel, den Weg zu dem Embryosack erlernen. Fast alle *Angiospermen* — zur Zeit, als TREUB *Casuarina* untersuchte, war diese die einzige Ausnahme — haben den Weg in die Mikropyle gefunden, bei *Casuarina* aber hat der Pollenschlauch die Mikropyle noch nicht gefunden und dringt durch die Chalaza ein.

Später ist Chalazogamie bei anderen Gattungen (*Betula, Alnus, Corylus, Carpinus, Carya, Juglans*) gefunden worden, ausschließlich also bei den *Amentiferen*.

Mitteldinge zwischen Akrogamie und Chalazogamie wurden aber bei *Ulmus*, *Cannabineae* und *Alchemilla* nachgewiesen, wo der Pollenschlauch weder in die Mikropyle, noch in die Chalaza vordringt, sondern irgendwo zwischen beiden quer durch die Integumente hindurch nach den Makrosporen hinwächst.

Während man, wenn man mit PORSCH annimmt, daß Eiapparat und Antipoden je ein reduziertes Archegon darstellen, verstehen kann, daß sich einerseits Porogamie, andererseits Chalazogamie entwickelt hat, so ist für eine seitliche Annäherung des Pollenschlauches kein Grund zu erblicken, so daß es fraglich ist, ob man in Chalazogamie ein primitives Merkmal vor sich hat.

Jedenfalls aber weicht auch jetzt noch, nachdem nachgewiesen ist, daß *Casuarina* einen „normalen“ Embryosack hat, diese Gattung durch ihre einfache Blütenstruktur, ihre „*Equisetum*“-ähnlichen Zweige, ihr massives sporogenes Gewebe und ihre Chalazogamie genügend vom höheren *Angiospermen*-Typus ab, um zu fragen, wo die modernen Autoren sie im System unterbringen.

ENGLER stellt sie als einzigen Repräsentanten seiner *Verticillatae* an den Anfang der Dikotylen.

Ebenso WETTSTEIN und auch KARSTEN.

COULTER und CHAMBERLAIN ebenso, nur ändern sie den Namen *Verticillatae* in *Casuarinales* und bemerken, daß die zahlreichen Makrosporen nicht als Differentialmerkmal für die Reihe dienen können, weil dies, sogar zusammen mit Chalazogamie, bei den *Fagales*, ohne letztere bei den *Ranales*, *Rosales* etc. gefunden wird. Sie halten aber die niedrige Stellung der *Casuarinales* für verbürgt durch die einfachen Blüten ohne oder mit einem brakteenartigen Perianth.

Abweichend ist nur die Meinung HALLIERS, der *Casuarina* in die Nähe der *Quercineae* stellt, welche letzteren er von *Terebinthaceen* herleitet. S. 172 seiner *Juliania*-Arbeit sagt er darüber: „Dagegen sind die *Amentaceen* (1. *Quercineen*, 2. *Myriceen*, 3. *Coryleen*, 4. *Casuarineen*, 5. *Betuleen*) trotz ENGLERS und WETTSTEINS gegenteiliger Ansicht keine Verbindungsglieder zwischen den *Angiospermen* und *Gymnospermen*, auch keine unmittelbaren Abkömmlinge von *Hamamelidaceen* oder von *Columniferen* (inkl. *Euphorbiaceen*), sondern gleich den *Leitneraceen*, *Aceraceen* und *Urticalen*, also mit Einschluß der meisten *Chalazogamen*, in Blüte und Frucht verkümmerte Abkömmlinge von *Terebinthaceen*.

Da liegt also des Pudels Kern, in der Frage nach der Stellung der *Monochlamydeae*. Sind diese, wie die meisten Autoren annehmen, primitive Formen, welche die *Gymnospermen* mit den *Polycarpicae* ver-

binden, oder sind es reduzierte Formen, die aus *Terebinthaceen* hergeleitet werden müssen?

Zu dieser Frage müssen wir Stellung nehmen und uns also die Familie der

Terebinthaceen

in der HALLIERschen Fassung zunächst ansehen. In diese schließt HALLIER auch die *Brunelleen, Bursereen, Picramnia, Alvaradoa, Picrodendrum, Irvingieen, Sabiaceen, Anacardiaceen, Julianalen, Juglandaceen* und *Stylobasium* (z) ein und leitet sie von *Rutaceen,* diese letzteren von *Saxifragaceen (Brexieen),* diese von *Hamamelidaceen* oder neben diesen unmittelbar von *Illicieen* oder hypothetischen *Drimytomagnolieen* ab.

Als Stammform der Dikotylen bleibt also die Gruppe der *Polycarpicae* nach HALLIER bestehen.

Zu dieser Auffassung kommt HALLIER durch die Untersuchung von *Juliania,* wie der Titel seiner Arbeit besagt: „Ueber Juliania, eine Terebinthaceen-Gattung mit Cupula, und die wahren Stammeltern der Kätzchenblüter“, Dresden 1908.

Betrachten wir also zunächst

Juliania.

Die erste Art wurde 1828 von SCHIEDE in Mexiko gesammelt, aber erst 1843 durch SCHLECHTENDAL als *Hypopterygium adstringens,* von ihm selber im gleichen Jahre umgetauft in *Juliania adstringens,* beschrieben. Nach einem kurzen Vergleich mit den *Sapindaceen, Terebinthaceen* und *Cupuliferen* gelangt SCHLECHTENDAL zu der Ansicht, daß *Juliania* der Vertreter einer neuen Pflanzenfamilie sei, ohne jedoch diese zu benennen. BENTHAM und HOOKER stellten *Juliania* fraglich zu den *Anacardiaceen,* auch BAILLON beläßt sie dort. ENGLER weist sie aus den *Anacardiaceen* aus und hat sie jetzt als Vertreter der genannten Reihe seiner *Archichlamydeae (Julianiales)* zwischen *Juglandales* und *Fagales* untergebracht. JADIN stellt sie zu den *Simarubaceen,* DALLA, TORRE und HARMSEN wieder fraglich zu den *Anacardiaceen,* HEMSLEY betrachtet sie, wie SCHLECHTENDAL, als Typus einer eigenen Familie, die er *Julianiaceen* nennt, als verwandt mit *Burseraceen, Anacardiaceen* und *Juglandaceen,* jüngstens aber als eigene Familie zwischen *Juglandaceen* und *Cupuliferen,* also wie ENGLER. HALLIER stellte sie zunächst zu den *Juglandaceen,* in obiger Arbeit aber zu den *Terebinthaceen.*

Das vollständigste Material hat HEMSLEY vorgelegen, und wir wollen also zunächst an der Hand seines Aufsatzes („On the Julianiaceae: A New Natural Order of Plants“. Philos. Transactions Royal Society, er B, Vol. 199, 1908, p. 169 ff.) uns die Pflanze einmal ansehen.

Juliania kommt nur in Mexiko vor und ist bis jetzt in 4 Arten bekannt, *J. adstringens* SCHL., *J. mollis* HEMSLEY, *J. amplifolia* HEMSLEY et ROSE, und *J. glauca* HEMSLEY et ROSE. Außerdem gehört zur Familie die monotypische Gattung *Orthopterygium* mit der Art *O. Huaucui* aus Peru.

Alle Arten von *Juliania* sind geschlängelt verzweigte diöcische Sträucher oder kleine Bäume, welche zeitweilig ihre Blätter abwerfen. Das größte Exemplar von *J. adstringens,* welches Dr. ROSE sah, war 7,50 m hoch, bei einem Stammumfang von 75 cm etwa 1,20 m über dem Boden, meistens aber ist diese Art strauchig und nur 2,5—3 m hoch.

Der Stamm der kleineren Exemplare ist glatt, braun oder rötlich, mit Auswüchsen hier und da, welche auf sehr alten Bäumen 2—3 cm dicke, lange Streifen bilden können, weswegen LANCLASSÉ solche Rinden mit der denen Korkeiche verglich. Die lebendige Rinde läßt aufgeschnitten einen milchartigen, klebrigen Saft austreten und ist in ihren dickeren Teilen voll kleiner, fester Harzstückchen. Die letzten Verzweigungen sind sehr brüchig und in sterile und fertile Sprosse differenziert.



Fig. 657. Juliania amplifolia, nach HEMSLEY. 1 Zweig mit halbreifen Früchten. 2 Oberer Teil einer halbreifen Frucht mit den freien Spitzen der Involukralbrakteen und den Resten der Narben.

Die fertilen verlängern sich jedes Jahr nur wenig und tragen einen dichten Büschel von Blättern mit Blüten resp. Früchten zwischen sich. Oft, aber nicht immer, fallen die Blätter vor dem Fruchtfall ab, und bisweilen bleiben die Früchte sitzen, bis die neuen Blätter gebildet sind. Der jährliche Zuwachs der sterilen Sprosse ist viel bedeutender, selten erreicht aber die Längenzunahme 30 cm, die Blätter stehen über die ganze Länge dieser Sprosse verteilt.

Die Blätter stehen alternat und sind ungleich gefiedert; die Zahl der Blättchen variiert bei den einzelnen Arten von 3 bis 11. Oft variiert die Zahl der Blätter von 3 bis 7 auf einem Zweige, und oft sind einige Blätter bei *J. adstringens* auf den sterilen Sprossen bis auf 1 Blättchen reduziert. *J. amplifolia* ähnelt sehr einer *Rhus* in Habitus. Angestochen, bricht aus den Blättern ein milchartiger Tropfen aus, der bald herabfällt.

Die männlichen Blüten

stehen in mehr oder weniger verzweigten Kätzchen und gleichen in Größe, Farbe und Struktur sehr denen vieler *Quercus*-Arten. Die kätzchenartige Infloreszenz ist in der Tat eine mehr oder weniger dicht

verzweigte Pannicula, 2,5—15 cm lang mit haarigen, schwachen, fadenförmigen Zweigen und Blütenstielen, die letzten Verzweigungen und Blütenstiele stehen büschelig auf den sekundären Verzweigungen. Die Infloreszenzen hängen von den Achseln der dicht büschelig stehenden Blätter von den Spitzen der Zweige herab.

Die männlichen kleinen, grünen oder gelb grünen Blüten bestehen aus einem einfachen, regelmäßigen, sehr dünnen, haarigen Perianth, das bis fast zur Basis in 4—9 schmale, gleiche Segmente zerschlitzt ist, und haben ebensoviele Stamina wie Perianthzipfel, welche mit letzteren alternieren. Die Blüten messen bloß 3—5 mm im Durchmesser. Die Antheren sind basifix, etwa so lang wie die Filamente und springen mittels Längsrissen auf.

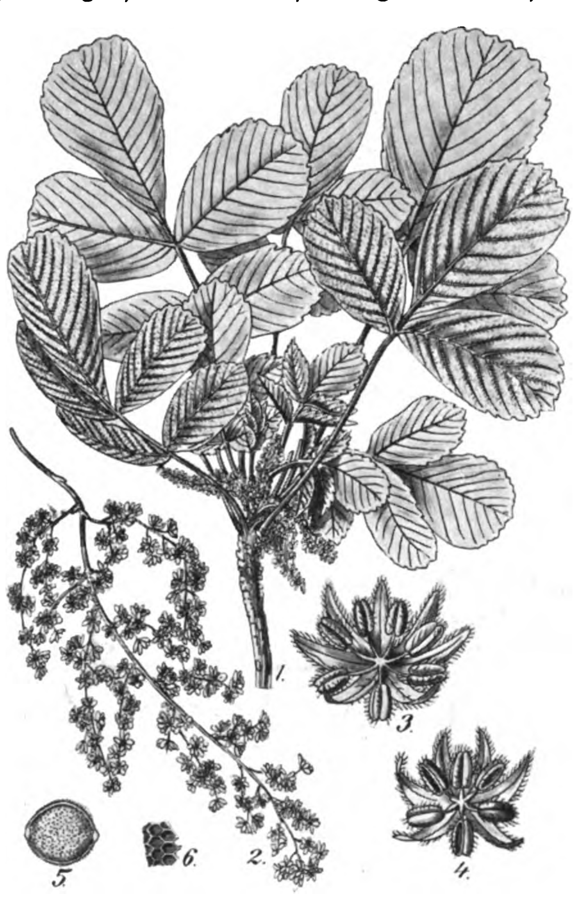


Fig. 658. **Juliania adstringens** Schl., nach Hemsley. 1 Zweig mit männlichen Blüten. 2 ♂ Infloreszenz. 3 Heptamere ♂ Blüte. 4 Hexamere ♂ Blüte. 5 Pollenkorn. 6 Teil der Oberfläche eines solchen.

Der Pollen ist sehr klein, kugelig. Rudimente des anderen Geschlechtes fehlen, und Hemsley schließt: „Die männliche Infloreszenz, die männlichen Blüten und der Pollen von *J. adstringens* gleichen in Beschaffenheit, Struktur und Form so sehr den entsprechenden Teilen gewisser *Quercus*-Arten, daß man sie, falls sie allein vorlägen, leicht zur Gattung *Quercus* bringen würde. In der Tat gibt es viel größere Differenzen zwischen den ♂ Infloreszenzen und Blüten verschiedener *Quercus*-Arten als zwischen den von *Juliania* und jenen *Quercus*-Arten, welche schlaffe ♂ Infloreszenzen und mit den Perianthzipfeln alternierende Stamina haben."

Dem stimmt Hallier bei, aber mit Ausnahme des Pollens, über den er sagt: „Bei einer Nachprüfung fand ich nun, daß . . . sich vielmehr die Pollenkörner von *Juliania* sowohl in Größe wie in Struktur der Exine ganz erheblich von denen der Eichen unterscheiden. Bei *Quercus Robur* haben sie nämlich nach Mohl und bei *Q. coccinea, pedunculata* und *rubra, Castanea vesca* und *Fagus silvatica* nach Fischer den gewöhn-

lichen Bau des Dikotylenpollens, ein kurzes, mit 3 Längsfalten versehenes Ellipsoid. Ebenso fand ich sie bei *Quercus Ilex*, und zwar um vieles kleiner als bei *Juliania mollis*, deren große Pollenkörner die Form einer flachen, feinkörnigen Kugel mit fünf oder seltener vier oder sechs äquatorialen großen Poren haben, aus denen sich der Inhalt nach Einwirkung von konzentrierter Schwefelsäure finger- bis kugelförmig herausdrängt."

Größere Aehnlichkeit hat der *Juliania*-Pollen mit dem der *Juglandaceen*, doch fand sich HALLIER in seiner Vermutung einer weitgehenden Uebereinstimmung des Pollens von *Juliania* und den *Juglandaceen* doch einigermaßen enttäuscht, und er fand weit bessere Uebereinstimmung mit dem Pollen von *Pistacia*.

Ein sorgfältigerer Vergleich, mittels stärkerer Systeme als HEMSLEY und HALLIER verwendeten, scheint mir aber angebracht, bevor man darüber entscheiden kann.

Fig. 659. **Juliania adstringens**, nach HEMSLEY. 1 Zweig mit jungen Blättern und weiblichen Infloreszenzen. 2 Ein Paar ♀ Infloreszenzen, die rechte mit zwei vollständig entwickelten Blüten mit ausgebreiteten Narben, die linke mit nur einer. 3 Längsschnitt einer ♀ Infloreszenz, die unteren Teile von 4 Blüten zeigend; von diesen haben die beiden lateralen unvollkommen entwickelte Griffel. 4 Längsschnitt durch die breite Seite eines Ovars, das solitäre basale Ovulum zeigend. 5 Dasselbe Ovulum. 6 Längsschnitt eines unvollständigen Fruchtanfanges, die schiefe Stellung der leeren Karpelle zeigend. 7 Idem ein ausgewachsenes Ovulum ohne Spur eines Embryos (wahrscheinlich unbefruchtet) zeigend. 8 Querschnitt einer reifen Frucht mit den Samen der beiden fertilen Blüten. 9 Reifer Same. 10 Embryo aus diesem Samen, vergrößert.

Die weiblichen Infloreszenzen und Blüten

von *Juliania* zeigen Struktureigentümlichkeiten, auf denen die Familie und die Gattungen basiert sind. Die ♀ Blüten und Infloreszenzen von *Juliania* sind sehr klein und wenig auffallend, so daß sie in jugendlichem Zustande leicht übersehen werden. Die reife Frucht hingegen ist verhältnismäßig auffallend, zumal da oft, wie obenstehende Abbildung zeigt, deren 30—40 zusammenstehen. Die Frucht ist hängend und trocken, meistens 3—5 cm lang. Der obere Teil hat die Form einer eingedrückten Kugel und wird von einem flachen, ungleichseitigen, flügelartigen Stiel getragen. Sie stehen meistens in Paaren auf einem Stiele, bisweilen allein, bisweilen zu 3 zusammen.

Die ♀ Infloreszenzen haben zur Zeit der Blüte dieselbe Farbe wie die dichtgedrängt stehenden haarigen Blattstiele, in deren Achseln sie fast ganz verborgen sitzen. Sie entwickeln sich zu gleicher Zeit mit den Blättern. Jede Infloreszenz ist ein weiches, haariges Gebilde und mit Einschluß der hervorgetretenen Narben etwa 1,8—2 cm lang, die unteren drei Viertel sind flach; dann folgt eine Einschnürung und schließlich der obere kugelige Teil. Der flache Teil ist der Stiel, die kugelige Auftreibung das Involucrum, welches die Blüten umgibt.

Dieses Involucrum wird von meistens 5 sehr kleinen Lappen oder Zähnen gekrönt, welche ihm das Aeußere eines gewöhnlichen Kelches verleihen, und enthält bei *Juliania* 4, bei *Orthopterygium* 3 Blüten. Von diesen sind die beiden lateralen stets unvollkommen.

Bei *Juliania* sind die verhältnismäßig großen dreilappigen Griffel der beiden zentralen Blüten meistens vollständig entwickelt und ragen über die enge Mündung des Involucrums hervor, bisweilen ist aber, wie bei *Orthopterygium*, nur eine Blüte gut entwickelt, und dann kann die Infloreszenz leicht für eine Blüte gehalten werden, um so mehr, da die Blüten perianthlos sind. Die Blüten bestehen also nur aus einem Ovar, sie sind unter sich frei, aber mit ihren äußeren Rändern mit der Involucrumwand verbunden. Jede Blüte enthält ein einziges Ovulum. Ovar und Griffel sind mit Ausnahme der Narbenoberfläche überall behaart.

Wir haben also bei den *Julianiaceen* ein mehrere ♀ Blüten einschließendes Involucrum.

Was ist nun dieses Involucrum? Hemsley vergleicht es mit der Cupula der *Cupuliferen*, von denen ja *Fagus*, *Castanea* und *Castanopsis* eine mehrere ♀ Blüten einschließende Cupula haben, welche jedoch regelmäßig oder unregelmäßig aufspringt, während die „Cupula" von *Juliania* sich nie öffnet, so daß die harten Nüßchen dieser Gattung erst frei werden durch die Verwesung der Cupula. In der Tat gleicht eine ♀ *Fagus*-Infloreszenz mit ihren dreinarbigen Blüten, welche allerdings ein Perianth haben, sehr einer solchen von *Juliania*, wenn man sich bei letzterer nur die flügelartige Verbreiterung des Stieles wegdenkt.

Die Schwierigkeit des Vergleiches liegt aber in dem Umstande, daß man nicht recht weiß, was eigentlich eine Cupula ist.

Nach vielen Autoren ist eine Cupula eine mit zahlreichen reichgebildeten oder in Dornen umgewandelten Blättchen besetzte Achsenwucherung.

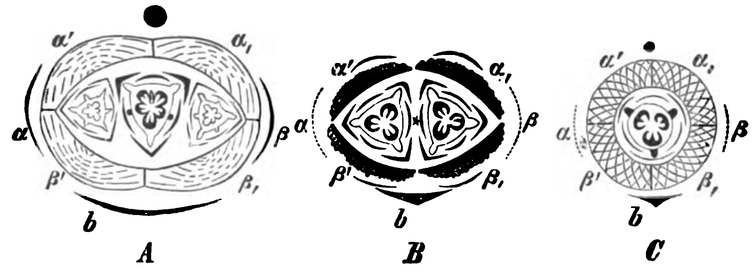


Fig. 660. Diagramme weiblicher Dichasien von: A Castanea vulgaris, B Fagus silvatica und C der ♀ Einzelblüte von Quercus pedunculata, nach Eichler b Deckblatt, α, β Vorblätter, α', β' Vorblätter der Sekundanblüten zur Cupula verwachsen.

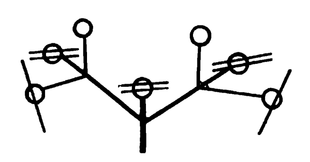
Eichler aber, ausgehend von den konstant 3-blütigen weiblichen Infloreszenzen von *Castanea*, betrachtet deren Blütenstände als Dichasia und die Cupula als gebildet aus den 4 Vorblättern der Sekundanblüten,

wofür die konstante Vierzahl der Klappen, in welchen sie aufspringt, spricht; die Stacheln der Cupula betrachtet er dann als Emergenzen. *Fagus* unterscheidet sich dann von *Castanea* nur durch das Fehlen der Mittelblüte (Primanblüte), und die Infloreszenz ist infolgedessen hier zweiblütig; die Cupula springt auch hier mittels 4 Klappen auf. Bei *Quercus* ist, nach EICHLER, schließlich nur die Primanblüte übrig geblieben, und die auch hier aus den Vorblättern der Sekundanblüten gebildete Cupula springt nicht mehr auf. Vorstehende Figuren mögen dies verdeutlichen.

Für die Auffassung der Eichelcupula als Verwachsungsprodukt von vier Vorblättern spricht auch der Umstand, daß die zwischen *Castanea* und *Quercus* stehende Gattung *Castanopsis* eine unregelmäßig oder gar nicht aufspringende Cupula hat, und daß bei ihr die Zahl der Blüten öfters bis auf eine reduziert ist.

Betrachten wir nun, unter Anwendung der EICHLERschen Auffassung der morphologischen Natur der Cupula, die *Julianiaceen*, so können wir in den 3-blütigen Infloreszenzen von *Orthopterygium* ein Dichasium erblicken, wenn wenigstens bei dieser Gattung die Cupula 4-zähnig ist. Die Zahl soll aber nach einer gelegentlichen Bemerkung HEMSLEYS meistens 5 betragen; in seiner Fig. 10 bildet er aber 4 ab, so daß es möglich wäre, die weibliche Infloreszenz von *Orthopterygium* als Dichasium zu betrachten. Wie aber bei *Juliania*, wo konstant 4 Blüten vorhanden sind und die Cupula, nach HEMSLEY, meistens ebenfalls 5-zipfelig ist?

HALLIER konnte bei *Juliania* nur 2—4 Zipfel zählen; da HEMSLEY aber viel vollständigeres Material hatte und die von ihm abgebildeten Cupulae alle 5 Zipfel haben (HALLIER gibt keine Abbildungen), so ist wohl die HEMSLEYsche Zahl anzunehmen. Die verkümmerten Blüten hat HALLIER nicht gesehen, und er kann also die Infloreszenz als ein Dichasium mit verkümmerter Primanblüte betrachten, bei dem konstanten Vorhandensein von 4 Blüten, wie das von HEMSLEY nachgewiesen wurde, geht das aber viel schwieriger, man muß dann schon die Hilfshypothese machen, daß die Primanblüten zweier Verzweigungen eines mehrblütigen Dichasiums nie zur Entwickelung gelangen, daß also Unterdrückung d r e i e r Primanblüten stattfindet, und daß von den Sekundanblüten die äußeren rudimentär und nur die inneren zur Entwickelung gelangen, wie nebenstehendes Diagramm, in welchem die unterdrückten Blüten zweimal, die reduzierten einmal durchstrichen sind, zeigen würde. Bei *Juliania* wäre demnach in der Infloreszenz eine spurlose Unterdrückung dreier Blüten und eine Reduktion von 2 Blüten anzunehmen, wenn man deren Infloreszenz als ein Dichasium auffassen wollte, oder man muß mit HALLIER (*Juliania*-Arbeit, p. 5) annehmen, daß der flügelartige Stiel der Cupula ein Verwachsungsprodukt mehrerer Blütenstiele ist, wozu meines Erachtens kein genügender Grund vorliegt.



Dieses gilt natürlich nur, wenn man mit EICHLER die Cupula als ein Verwachsungsprodukt von Vorblättern betrachtet. Betrachtet man sie als bloße Achsenwucherung, dann braucht man natürlich in die *Juliania*-Infloreszenz kein Dichasium hinein zu konstruieren, dann aber liegt auch kein Grund vor, aus dem bloßen Vorkommen einer Achsenwucherung bei *Juliania* und bei den *Cupuliferen* auf Verwandtschaft zu schließen.

Einigermaßen sichere Aufschlüsse über die Verwandtschaft liefert die „Cupula“ von *Juliania* also nicht.

Sehen wir einmal, ob das

Ovulum

von *Juliania* uns etwas lehrt. Dieses Ovulum ist sehr sonderbar gebildet, indem es in erwachsenem Zustande einen bilateralen, kordaten Körper darstellt, mit zwei gegenüberstehenden, ungleichgroßen, umgebogenen Hörnern (Fig. 661, 3). Dieses Ovulum ist basal angeheftet.

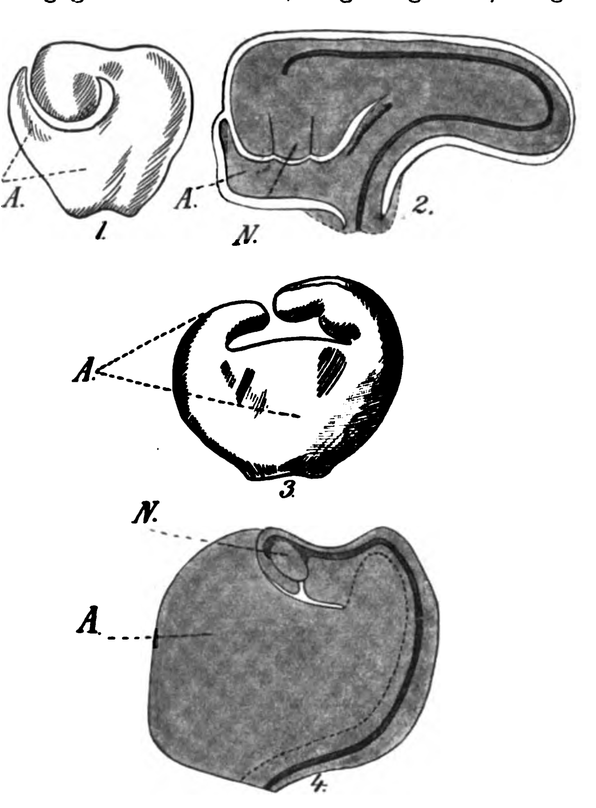


Fig. 661. Ovulum von Juliania, nach HEMSLEY. 1 Junges Ovulum. A Funicularappendix. 2 Selbiges im Längsschnitt. N Nucellus. 3 Erwachsenes Ovulum 4 Solches im Längsschnitt.

In einem (in der Figur dem rechten) dieser Hörner entwickelt sich der Embryo, und in dieses Horn tritt, von der Anheftungsstelle des Ovulums ausgehend, ein Gefäßbündel ein. Die Entwickelung zeigt, daß der ganze Rest des Ovulums nicht nur als das zweite Horn, sondern daß auch der massive untere Teil als ein Funicularappendix (A) aufzufassen ist.

In keiner anderen Familie konnte HEMSLEY ein solches Ovulum finden, wohl gibt es bei vielen *Anacardiaceen* eine bedeutende Entwickelung des Funiculus und bei *Euroschinus verrucosus* sogar einen kleinen seitlichen Auswuchs, welcher aber an der anderen Seite des Funiculus liegt. Aber eine bedeutende Funicularentwickelung kommt auch bei der *Aracee Brachyspatha variabilis* vor, das sind aber alles entfernte Aeußerlichkeiten, welche keine phylogenetischen Schlüsse erlauben, um so weniger, als das Ovulum von *Juliania* eins, das der *Anacardiaceen* 2 Integumente hat. Auch der Embryosack gibt keine Anhaltspunkte. So weit das schlecht erhaltene Material eine Entscheidung zuließ, kam BOODLE zu der Auffassung, daß alles normal verläuft, nur vielleicht nachträgliche Vermehrung der Antipodenzellen stattfindet.

Wichtiger für die Verwandtschaft scheint mir der Umstand, daß, wie FRITSCH nachwies, große Uebereinstimmung in der Anatomie mit den

Anacardiaceen besteht und daß auch Samen und Embryo von *Cotinus* oder *Rhus (Anacardiaceae* oder *Terebinthaceae* Sektion *Rhoideae)* sehr ähnlich sind. Behält man weiter im Auge, daß der Habitus und die gefiederten Blätter der *Julianiaceae* sehr an die mancher *Rhoideen* erinnern, so muß zugegeben werden, daß in dieser Hinsicht eine Verwandtschaft mit dieser Gruppe keineswegs ausgeschlossen ist.

Hemsley gibt das zwar zu, meint aber, daß größere Uebereinstimmung mit den *Cupuliferen* besteht. Er sagt: „Weighing the characters of the reproductive Organs in which there is agreement or similarity between the *Julianiaceae* and the *Anacardiaceae (Terebinthaceae* Hallier*)*, and those in which there is agreement or similarity between the *Julianiaceae* and the *Cupuliferae*, the latter in my opinion preponderate."

Welche Uebereinstimmungen gibt es nun zwischen den *Julianiaceen* und den *Cupuliferen?*

Hemsley weist zunächst auf Unterschiede hin, indem weder Harzausscheidung, noch Habitus, noch die gefiederten Blätter der *Julianiaceen* bei den *Cupuliferen* ein Analogon haben. Hingegen sieht er große Uebereinstimmung in Infloreszenzen und Blüten.

Erstens die schon betonte der ♂ Infloreszenzen, der Blüten und des Pollens mit denen von *Quercus,* welche auch Hallier (mit Ausnahme des Pollens) zugibt.

Dann die (wie wir jedoch betonten, keineswegs feststehende) Uebereinstimmung der „Cupula" der *Julianiaceen* mit der der *Cupuliferen.*

Dann kommen aber wieder Verschiedenheiten, indem bei *Juliania* die ♂ Blüten ein Perianth haben, die ♀ perianthlos sind, während bei *Corylus* das Umgekehrte der Fall ist, bei *Betula* beide ohne deutliches Perianth sind, bei *Quercus* beide Geschlechter ein Perianth haben. Auch der Umstand, daß bei den *Cupuliferen* das Ovar mehrzellig ist, meistens 3-zellig, wenn auch das Nüßchen nur einen Samen ausbildet, während das Ovar der *Julianiaceen* stets einzellig ist, ist ein Unterschied.

Schließlich stellt Hemsley die *Julianiaceae* zwischen *Cupuliferen* und *Juglandaceen* wohl nur deshalb, weil sie mit letzteren die gefiederten Blätter gemein haben.

Objektiver Darstellung der Hemsleyschen Auffassung nach muß man also wohl sagen, daß das große Gewicht, das er der übereinstimmenden Struktur der ♂ *Juliania-* und *Quercus*-Blüten beilegt, sowie die Homologisierung der „Cupula" von *Juliania* mit der der *Cupuliferen* ihn dazu bestimmt hat, die *Julianiaceen* mit den *Cupuliferen* in Verbindung zu bringen.

Die weitgehende anatomische Uebereinstimmung mit den *Anacardiaceen-Rhoideen,* die übereinstimmende Samen- und Embryostruktur dieser Gruppen, sowie die Aehnlichkeit in Habitus und in der Blattfiederung sind aber wenigstens ebenso wichtig wie die zweifelhafte Cupula-Uebereinstimmung mit den *Cupuliferen,* so daß man recht gut mit Hallier Verwandtschaft zwischen *Terebinthaceen (Anacardiaceen)* und *Julianiaceen* annehmen kann.

Bevor wir uns aber dafür entscheiden, müssen wir erst sehen, ob die Blütenstruktur der *Anacardiaceen* einen Anschluß der *Julianiaceen* erlaubt, und wir wollen dazu zunächst

Pistacia,

das nach Hallier am nächsten mit *Juliania* verwandte Genus der *Anacardiaceae (Terebinthaceae),* betrachten. Im ♂ Geschlecht hat *Pistacia*

mit den *Julianiaceen* eigentlich nur die rispenförmige Verzweigung gemein. Erstens stehen die Blüten in der Achsel eines Tragblattes, dann folgen 2 Vorblätter, was ja alles bei *Juliania* fehlt; dann besteht die Blütenhülle nur aus 1—3 Perianthblättern und 3—5 episepalen, statt alternipetalen Staubblättern. Etwas sehr optimistisch ist also wohl HALLIERS Aeußerung: „Auch die reich verzweigten, ihren trockenen, dottergelben Blütenstaub reichlich ausstreuenden, kätzchenartigen ♂ Blütenrispen von *Juliania* lassen sich mit ihren kurzen, kurz gestielten Antheren ohne weiteres mit denen von *Pistacia* vergleichen."

Auch in den weiblichen Infloreszenzen vermag ich zwischen *Pistacia* und *Juliania* keine große Uebereinstimmung zu sehen. Erstens stehen sie in ziemlich reich verzweigten vielblütigen Rispen, und es ist keine Spur einer „Cupular"-Bildung vorhanden, zweitens haben sie im Gegensatz zu den nackten ♀ Blüten von *Juliania* 2 Vorblätter und 2—5 Perianthblätter. Der Fruchtknoten stimmt allerdings ziemlich gut mit dem von *Juliania* überein, indem er 3 Narben trägt, einfächerig ist und ein einziges basales Ovulum hat. *Pistacia* bildet aber eine Steinfrucht aus, *Juliania* Nüßchen; Samen und Embryo sind ganz gut mit denen von *Pistacia* vergleichbar. Die Unterschiede scheinen mir aber vorläufig noch recht bedeutend, und HALLIERS Aeußerung „und bei dieser (*Pistacia*) läßt sich in der Tat in allen Einzelheiten des Baues der vegetativen und reproduktiven Organe eine hochgradige, zweifellos auf enger natürlicher Verwandtschaft beruhende Uebereinstimmung mit *Juliania* nachweisen", scheint mir nicht wenig abgeschwächt durch folgenden Satz desselben Autors: „Als wesentliche Unterschiede bleiben demnach für *Juliania* nur (sic!) die alternisepale Stellung der Staubblätter, die Behaarung der Antheren, die Verarmung des ♀ Blütenstandes und die Vereinigung einzelner weiblicher Blütendichasien in gemeinsamer, zu einer samaroiden Fruchthülle auswachsenden Cupula, der Abort der ♀ Blütenhülle und eines der beiden Integumente, sowie die Ausbildung eines Obturators (= Funicularappendix HEMSLEYS) an der Samenknospe."

Nun will ich nicht sagen, daß es deswegen unmöglich ist, *Juliania* von *Terebinthaceen (Anacardiaceen)* abzuleiten, aber naheliegend, geschweige denn zwingend ist diese Ableitung doch nicht. Und faßt man die Infloreszenz von *Juliania* als ein Dichasium auf, so kommt die Schwierigkeit hinzu, daß die *Anacardiaceae* nicht dichasial, sondern rispig verzweigte Infloreszenzen haben. Und wenn man nun weiter sieht, daß HALLIER nur auf Grund dieser Aehnlichkeit die *Cupuliferae (Betuleae, Quercineae, Coryleae, Myriceae, Casuarineae)* mittels *Juliania* von *Terebinthaceen* herleitet, so ist mir dieser Grund doch gar zu schwach, und ich vermag ihm darin nicht zu folgen. Recht gerne hätte ich es getan, denn mir wollen die *Cupuliferen* doch auch nicht recht als primitive Formen gefallen, und ich bin noch immer sehr bereit, einer Ableitung durch Reduktion aus höheren Formen beizutreten, wenn diese, aber auf mehr zwingenden Gründen wie die von HALLIER, wahrscheinlich gemacht wird. So lange dies nicht der Fall ist, sehe ich keinen genügenden Grund zur Aenderung der Stellung dieser *Cupuliferae* und *Juglandaceae* im System. Trotz meiner gewissermaßen instinktiven Abneigung, diese Gruppen, welche offenbar an boreale Verhältnisse angepaßt sind, als primitiv zu betrachten, überwiegen zurzeit, meines Erachtens, Merkmale, welche wir gewöhnt sind als primitiv anzusehen (einfache Blütenstruktur, mehrzelliges Archespor, Chalazogamie) zu sehr, um ohne bessere Gründe als die vorgebrachten sie als abgeleitet darzustellen.

Die *Juglandaceae* nimmt HALLIER ohne weiteres unter die *Terebinthaceen* auf, und so könnte man geneigt sein anzunehmen, daß der Unterschied zwischen HEMSLEY und HALLIER in der Auffassung der *Julinia* anzuweisenden Stellung nicht so groß ist, da auch HEMSLEY die *Julianiaceae* mit den *Juglandaceen* in Verbindung bringt, sie sogar zwischen *Juglandaceen* und *Cupuliferen* stellt, während HALLIER sowohl die *Juglandaceae* wie die *Cupuliferae* von *Julinia* herleitet.

Der Unterschied wäre in der Tat sehr gering, wenn auch HEMSLEY *Juglans*, sei es wie HALLIER, mittels *Julinia*, sei es direkt von *Pistacia* oder irgendeiner anderen *Terebinthacee (Anacardiacee)* herleitete. Das tat HEMSLEY aber wohl nicht, wahrscheinlich schloß er sich in dieser Meinung der Auffassung EICHLERS an, der schon 1878 in seinen Blütendiagrammen sagte: „Die reduzierte Struktur von *Pistacia* ist bekanntlich einer der Hauptgründe gewesen, die *Anacardiaceen* in nähere Beziehung mit den *Juglandaceen* zu bringen. Die Aehnlichkeit ist jedoch nur scheinbar; die großen Differenzen, namentlich auch im Ovarbau und dem des Ovulums, liegen nach dem, was wir oben bei den *Juglandaceen* gesagt haben, auf der Hand."

So ist denn der Versuch HALLIERS, die *Juglandaceen* von *Terebinthaceen* herzuleiten, keineswegs neu, zeitweilig sogar von EICHLER (Syllabus, 1876) angenommen, später aber wieder verworfen, und die Meinung wurde außer von HALLIER meines Wissens von niemandem mehr aufgenommen. ENGLER z. B. sagt: „Von den *Anacardiaceen*, mit denen sie einzelne Autoren in verwandtschaftliche Beziehung bringen wollten, weichen sie fast in allen wichtigen Merkmalen, sowohl der Blüte wie des anatomischen Baues, ab.

So besteht denn zwischen HALLIER und HEMSLEY in bezug auf die systematische Stellung von *Julinia* größere Verschiedenheit als es zunächst scheint, und daraus folgt wohl, daß die Stellung dieser Gruppe gewiß nicht genügend sichergestellt ist, um auf sie die Ableitung der *Cupuliferen* zu basieren.

Aber auch die v. WETTSTEINsche Meinung der Stellung der *Monochlamydeen* ist weit entfernt sichergestellt zu sein. Seine Herleitung der *Monochlamydeen* mittels *Casuarina* von *Ephedra*-artigen *Gymnospermen* ist, seitdem von FRYE nachgewiesen wurde, daß *Casuarina* viel weniger *Gymnospermen*-artig ist als TREUB meinte, keineswegs zwingend. Mit aller Achtung vor den Kenntnissen HALLIERS und v. WETTSTEINS, muß ich doch sagen, daß die Brücken, welche ersterer von *Casuarina* zu den *Terebinthalen* und letzterer zu den *Gymnospermen* geschlagen hat, so schwach sind, daß vorläufig bei deren Benutzung Vorsicht geboten ist.

So stehen wir denn im *Gymnospermen*-Lande an einer Küste, von der nur zwei gefährliche Brücken ins Land der Dikotylen führen, und leider muß ich noch, wie auf S. 439, die Frage, welche Dikotylen-Gruppe, die der *Monochlamydeae* oder die der *Polycarpicae*, die primitivere ist, wie dort beantworten: Ich weiß es nicht.

Ich wenigstens kann nicht zwischen folgenden, schon S. 437 erwähnten Möglichkeiten entscheiden:

A. Die Blüte der *Angiospermen* ist ein Strobilus;
  α) herzuleiten von unisexuellen *Cycadeen*-Blüten, durch Umwandlung eines Teiles der Sporophylle in solche des anderen „Geschlechts";
  β) herzuleiten aus einem hermaphroditen Strobilus, wie der von *Bennettites* (falls man dessen Fruktifikation als Strobilus auffaßt).

B. Die Blüte der *Angiospermen* ist eine Infloreszenz;
- α) herzuleiten von der von *Bennettites* (falls LIGNIER recht haben sollte, daß die *Bennettites*-Fruktifikation eine Infloreszenz ist);
- β) herzuleiten von *Ephedra*-artigen Ahnen (WETTSTEINS Meinung).

Um das zu entscheiden, fehlen uns eben die Tatsachen.

So lange sich diese prinzipielle Frage nicht entscheiden läßt, ist an eine phylogenetische Darstellung der höheren Dikotylen nicht zu denken. Deswegen wäre es zwecklos zu versuchen, den Stammbaum noch weiter zu konstruieren, und wir müssen uns damit begnügen, im IV. Bande die noch übrigbleibenden *Angiospermen*-Familien in mehr oder weniger willkürlicher Reihenfolge zu besprechen, unter jedesmaliger Angabe der über ihre Verwandtschaft bestehenden Meinungen.

Leiden-Haarlem, 1909—1911.

Die wichtigste Literatur ist im Text angegeben, eine ausführlichere Literaturliste wird am Ende des Werkes gegeben werden.

Pflanzennamen-Register.

Die fettgedruckten Ziffern deuten die Stellen an, wo die betreffende Gruppe, Genus, Species, Organ oder Eigentümlichkeit ausführlich besprochen ist. Ein * bedeutet Abbildung.

A.

C.

E.

F.

G.

H.

I.

J.

K.

L.

N.

O.

P.

Q.

R.

T.

Sachregister.

Die fettgedruckten Ziffern deuten die Stellen an, wo die betreffende Gruppe, Genus, Species, Organ oder Eigentümlichkeit ausführlich besprochen ist. Ein * bedeutet Abbildung.

C.

F.

G.

H.

I.

J.

L.

M.

N.

O.

Q.

R.

S.

T.

U.

V.

W.

X.

Y.

Z.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 3722

